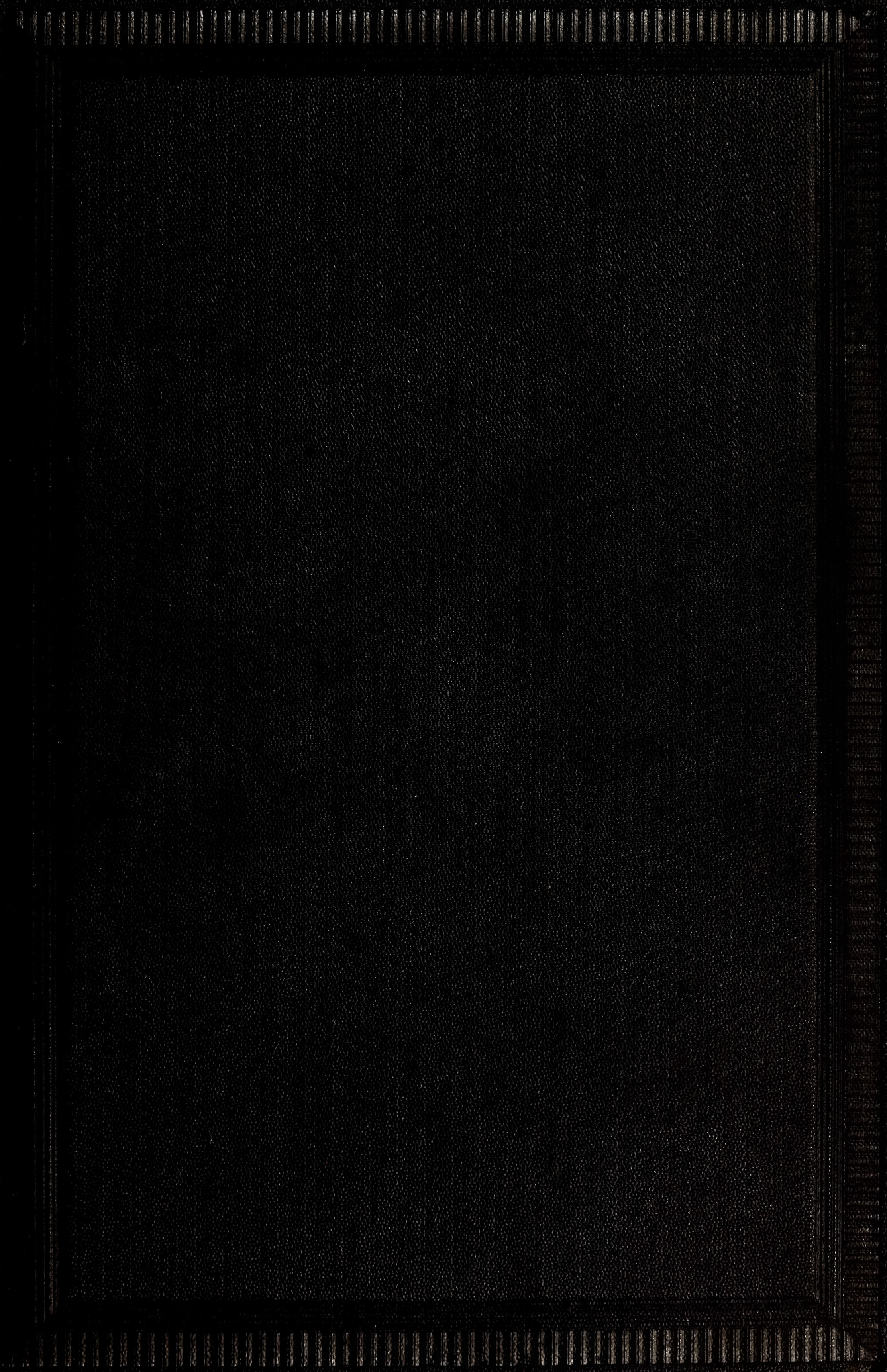










Vorträge
über
DESCENDENZTHEORIE

gehalten an der Universität zu
Freiburg im Breisgau

von

AUGUST WEISMANN

Mit 3 farbigen Tafeln und 131 Textfiguren

Zweiter Band

Motto:
Niemals werden wir mit der Erforschung des Lebens endgültig abschliessen, und wenn wir einen vorläufigen Abschluss zeitweise versuchen, so wissen wir doch sehr wohl, dass auch das Beste, was wir geben können, nicht mehr bedeutet, als eine Stufe zu Besserem.



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1902.



Inhalts-Übersicht

des zweiten Bandes.

Seite

XXVIII. Vortrag.

XXIX. Vortrag.

XXX. Vortrag.

XXXI. Vortrag.

XXXII. Vortrag.

XX. Vortrag.

Regeneration.

Meine Herren! Wir haben uns die Übertragung der Erbmasse von einer Generation auf die andere durch eine Continuität des Keimplasmas zu erklären gesucht, indem wir annahmen, dass die Keimzellen immer nur aus Zellen der »Keimbahn« hervorgingen, d. h. aus Zellen, welche schon von der befruchteten Eizelle her mit einer Dosis schlummernden Keimplasmas bedacht, und eben dadurch in den Stand gesetzt sind, zu Keimzellen zu werden und später zu neuen Individuen, welche die ererbte Anlagenmasse des Keimplasmas wieder zur Entfaltung bringen können.

Wir haben jetzt noch andere Fälle von Vererbung in Bezug auf denselben Punkt, die Herkunft ihrer Erbmasse, ins Auge zu fassen.

Zunächst wissen wir, dass neue Individuen nicht blos aus Keimzellen ihren Ursprung nehmen, sondern dass bei zahlreichen niederen Thieren, wie bei den Pflanzen solche auch auf dem Wege der Knospung oder Theilung entstehen.

Für beide Fälle wird die Keimplasmatheorie mit derselben nur etwas modifizirten Annahme ausreichen, die wir schon für die Bildung der Keimzellen gemacht haben. Die Entstehung eines neuen Individuums durch Knospung scheint zwar oft von beliebigen Körperzellen des Mutterthiers auszugehen, allein somatische Zellen, wenn sie lediglich die sie selbst bestimmenden Determinanten enthalten, können

unmöglich einem ganzen neuen Individuum den Ursprung geben, da dies die Anwesenheit aller Determinanten der Art voraussetzt. Da nun Determinanten nicht neu entstehen können, so werden Knospungszellen ausser den sie für gewöhnlich bestimmenden somatischen Determinanten noch ein in gebundenem inaktivem Zustand befindliches Idioplasma enthalten müssen, welches erst unter gewissen äusseren oder inneren Einflüssen aktiv wird und dann zur Bildung einer Knospe Veranlassung gibt. Die Quelle dieses Neben-Idioplasmas kann auch hier nur die Eizelle sein.

Bei den Pflanzen muss dieses Knospen-Idioplasma volles Keimplasma sein, weil hier die Knospung nur von einer Art von Zellen ausgeht, den Cambiumzellen, bei Thieren jedoch, bei welchen sie — wie es scheint — immer von mindestens zwei differenten Zellenarten ausgeht, den Zellen des Ektoderms und des Entoderms, wird die Sache verwickelter. Hier werden diese beiden Zellenarten verschiedene, sich zu vollem Keimplasma gegenseitig ergänzende Determinanten-Gruppen als Knospen-Idioplasma enthalten, welche erst durch ihr Zusammenwirken die Bildung eines Knospen-Individuums hervorrufen. Ich will indessen auf diese Verhältnisse nicht im Einzelnen eingehen, da die Theorie hier Nichts weiter zu thun vermag, als das Beobachtete in eine Form zu bringen, kaum aber im Stande ist, die Thatsache selbst besser verstehen zu lehren.

Nicht sehr viel günstiger steht es mit den Vorgängen, welche zum Wiederersatz verloren gegangener Theile führen. Auch die vielgestaltigen Erscheinungen der Regeneration lassen sich mit der Theorie in Einklang setzen, indem wir denjenigen Zellen, von welchen die Wiederherstellung oder gänzliche Neubildung des verloren gegangenen Theils ausgeht, ein »Neben-Idioplasma« zuertheilen, welches zum mindesten diejenigen Determinanten enthält, welche zum Wiederaufbau des verlorenen Theils unerlässlich sind. Möglicherweise enthält es aber häufig einen weit grösseren Complex von Determinanten, und es hängt von auslösenden Reizen ab, welche und wie viele derselben aktiv werden.

Überblicken wir die Erscheinungen der Regeneration im Thierreich, so fällt vor Allem auf, wie verschieden dieses Vermögen bei verschiedenen Arten ist, ausserordentlich hoch bei den einen, sehr gering bei den anderen. Im Allgemeinen ist es bei niedern Thieren höher als bei höhern, aber dennoch kann die Höhe der Differenzirung nicht das Einzige sein, was die Kraft der Regeneration bestimmt. Dass die Einzelligen verloren gegangene Theile vollständig wieder

ersetzen, ja dass aus jedem Stück eines Infusoriums, wenn es nur einen Theil vom Kern enthält, das ganze Thier sich wieder herausbildet, sahen wir schon früher, als von der Bedeutung der Kernsubstanz die Rede war. Hier muss der Kern also volles Keimplasma enthalten, d. h. sämmtliche Determinanten der Art, und diese rufen, wenn freilich auch auf eine uns noch gänzlich dunkle Art, die Neubildung der verlorenen Theile hervor. Weiter reicht für jetzt unsere Erklärung nicht, weder hier, noch auf irgend einem anderen Gebiete der Lebenserscheinungen. Weiter gehen hiesse nahezu ebenso viel, als das Leben selbst kausal erklären, d. h. verstehen zu können, und dies erst wäre eine vollständige und wirkliche »Erklärung«. Bis heute nun ist noch Niemand dazu im Stande gewesen. Wir sehen wohl die verschiedenen Zustände, welche jedes Bion durchläuft, auseinander hervorgehen, wir können sogar bis zur Aufeinanderfolge jener feinen und erstaunlich komplizirten Vorgänge hinabdringen, die die Kern- und Zelltheilung bewirken, aber wir sind weit entfernt davon, aus dem augenblicklichen Zustand einer Zelle oder eines Kerns anders als empirisch den folgenden abzuleiten, d. h. ihn als nothwendig zu begreifen, so dass wir ihn vorher sagen können. Wie ein Biophor dazu kommt, die Erscheinungen des Lebens an sich zu entwickeln, ist uns gänzlich unbekannt, wir kennen nicht das Aufeinanderwirken der letzten materiellen Theilchen, noch die Kräfte, welche da thätig sind, wir können nicht sagen, was die Schaaren verschiedenartiger Biophoren bewegt, sich in bestimmter Ordnung aneinander zu reihen, welche molekulare Verschiebungen und Veränderungen daraus hervorgehen, wie die Aussenwelt einwirkt u. s. w. — wir sehen nur das sichtbare Endresultat einer unendlichen Menge unsichtbarer Bewegungen: Wachsthum, Theilung, Vermehrung, Neubildung, Differenzirung.

Solange wir noch soweit von dem Verständniss des Lebens entfernt sind, ist jede Theorie der Regeneration nicht mehr, als eine »Koffer-Theorie«, wie DELAGE sich einmal in Bezug auf die ganze Vererbungstheorie ausdrückt, d. h. eine Theorie, die ähnlich einem Koffer nur soviel aus ihr zu nehmen gestattet, als man vorher in sie hineingelegt hatte. Man will eine Erscheinung, z. B. die Neubildung des verloren gegangenen Wimperkranzes eines Stentor erklären, und man stattet seinen Koffer, in diesem Falle den Kern des Infusoriums, mit Determinanten des Wimperfeldes aus, lässt sie durch den Reiz der Verletzung ausgelöst werden, und durch unbekannte Kräfte an die richtige Stelle befördert und geordnet, in unbekannter Weise ein neues Wimperfeld herstellen. Niemand kann sich darüber klarer sein,

als ich selbst, dass dies keine erschöpfende kausale Erklärung des Vorganges selbst ist. Dennoch ist auch sie nicht ganz werthlos, insofern sie uns doch wenigstens erlaubt, das Thatsächliche — hier also die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens von der Anwesenheit von Kernsubstanz — in eine Formel zu bringen, mit der man vorläufig operiren, d. h. mit der man neue Fragen stellen kann. Sobald wir weiter nach oben in der Organismenreihe gehen, gewinnt die Theorie grösseren Werth, denn indem wir einstweilen ganz absehen von einer Beantwortung jener letzten Fragen, also für jetzt darauf verzichten, herauszubekommen, wie die Determinanten es anfangen, die Theile ins Leben zu rufen, welche sie bestimmen, stellen sich uns andere, gewissermassen Präliminar-Fragen entgegen, die wir lösen können, und deren Lösung mir wenigstens nicht so ganz werthlos erscheint.

Die erste dieser Fragen lautet: ist das Regenerationsvermögen eine fundamentale, primäre Eigenschaft jedes Lebewesens in dem Sinn, dass sie überall und in gleicher Stärke vorhanden ist, unabhängig von den äusseren Bedingungen, gewissermassen ein unvermeidlicher Ausfluss der primären Eigenschaften der lebendigen Substanz? oder ist sie eine Anpassungserscheinung, wenn auch eine in ihren Anfängen uralte, welche auf besonderem Mechanismus beruht, und nicht überall in gleicher Ausdehnung und Stärke hervortritt.

Wir haben früher schon Thatsachen kennen gelernt, welche uns der letzteren Auffassung geneigt machen müssen. Die kugeligen Algenkolonien von Volvox (Fig. 63) bestehen aus zweierlei Zellen, von welchen nur die einen, die Fortpflanzungszellen, die Fähigkeit besitzen, das Ganze wieder hervorzubringen, die Anderen, die Geissel- oder, wie wir sie nannten, die somatischen Zellen können nur ihres Gleichen erzeugen, niemals aber das Ganze.

Neue Untersuchungen, welche Herr Dr. Otto Hübner in meinem Institut durchgeführt hat, stellen diese Thatsache ausser Zweifel. Wir werden daraus schliessen dürfen, dass hier während der Ontogenese durch erbungleiche Zelltheilung eine Zerlegung des Keimplasmas stattgefunden hat, dass nur die Fortpflanzungszellen noch volles Keimplasma führen, die somatischen Zellen aber nur die zu ihrer eigenen spezifischen Differenzirung nöthigen Determinanten, die somatischen.

In diesem Falle deckt sich die Regeneration mit der Fortpflanzung, es gibt keine andere Regeneration, als die Entstehung eines neuen Individuums aus einer Fortpflanzungszelle.

Steigen wir nun zu den niedersten Metazoen empor, etwa zum Süsswasserpolyp, der Hydra (Fig. 35 *A*), so stehen wir hier schon einem hohen Regenerationsvermögen im engeren Sinn gegenüber, denn ausser dem Vermögen, Keimzellen hervorzubringen, d. h. Zellen, aus deren je zweien in Amphimixis sich verbindenden das ganze Thier wieder hervorgeht, kann fast jedes beliebige Stückchen des Polypen zu einem ganzen Thier wieder auswachsen. Man hat die Hydra nicht nur in zwei bis zwanzig Theile zerschnitten, sondern sie in eine ungezählte Menge kleiner Stückchen zerhackt, und jedes dieser Stückchen vermochte sich unter günstigen Umständen wieder zum ganzen Thier auszugestalten. Dennoch darf man daraus nicht den Schluss ziehen, dass hier jede Zelle das Vermögen besitze, das Ganze hervorzubringen. Wenn man einen solchen Polypen mit Hülfe einer Schweinsborste umkrempelt wie einen Handschuhfinger, und ihn dann durch quer durchgesteckte Borsten daran verhindert, sich wieder zurückzukrempeln, so bleibt er nicht lebendig, sondern stirbt ab, offenbar deshalb, weil die Zellen der beiden Körperschichten, des Ektoderms und des Entoderms sich nicht gegenseitig vertreten, und ebensowenig sich gegenseitig hervorbringen können. Die innere, jetzt nach aussen verlagerte Zellenschicht vermag nicht, dem Einfluss des Wassers zu widerstehen, und die äussere, jetzt nach Innen gestülpte Zellenlage vermag nicht, die Verdauung zu besorgen, kurz die eine kann sich nicht in die andere umwandeln, und wir werden daraus schliessen, dass beide spezialisirt sind, dass sie nicht mehr volles Keimplasma enthalten, sondern nur spezifische Determinanten des Ektoderms, respektive des Entoderms.

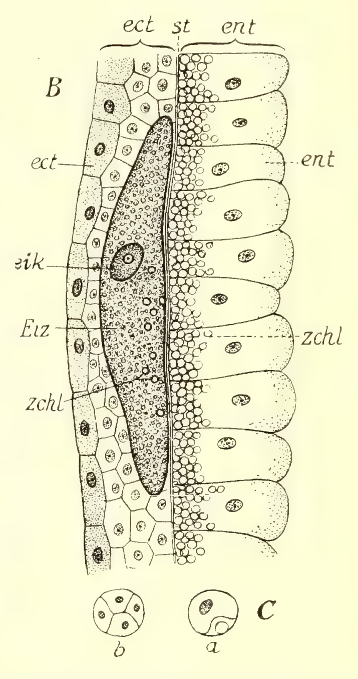


Fig. 35 *B* (wiederholt). Hydra viridis, der grüne Süsswasserpolyp. Schnitt durch die Leibeswand, etwa an der Stelle *ov* von *A*. *Eiz*, die im Ektoderm (*ect*) liegende Eizelle, in welche Zoochlorellen (*zchl*) vom Entoderm (*ent*) aus durch die Stützlamelle (*st*) hindurch eingewandert sind. Nach HAMANN.

Die hohe Regenerationskraft des Thieres muss also darauf beruhen, dass gewissen Zellen des Ektoderms der volle Determinanten-

Complex des Ektoderms als inaktives Neben-Idioplasma beigegeben ist, welches durch den Reiz einer Verletzung zu regenerativer Thätigkeit angeregt wird, und dass andererseits die Zellen des Entoderms mit dem ganzen Determinanten-Complex des Entoderms ausgerüstet sind. Es kann dabei unentschieden bleiben, ob alle oder nur viele der Zellen, etwa nur die jugendlichen auf Regeneration eingerichtet sind; jedenfalls müssen ihrer zahlreiche durch den ganzen Körper hin vertheilt sein, vielleicht mit Ausnahme der Tentakeln, die allein für sich nicht im Stande sind, das ganze Thier wieder hervorzubringen. Bei Verstümmelungen des Thiers wirken dann die so ausgerüsteten Zellen beider Leibesschichten zusammen, und stellen aus dem Theil das Ganze wieder her.

Gewiss gelangen wir mit diesen Annahmen auch nur bis zur Pforte einer wirklichen Erklärung. Denn damit, dass alle Determinanten der Art vorhanden sind, ist noch nicht gezeigt, wie dieselben es anfangen, um das Thier in seiner Integrität wieder herzustellen, und wir können höchstens noch sagen, dass es von der spezifischen Art des Reizes, dem jede der Zellen durch ihre direkte und fernere Umgebung ausgesetzt ist, abhängen müsse, welche Determinanten zunächst bei ihr ausgelöst werden, welche Theile also von ihr aus neu sich bilden.

Dass hier ordnende Kräfte thätig sind, wie wir sie schon für die Theilung und Regeneration der Einzelligen annehmen mussten, über deren Natur wir aber für jetzt noch nichts Genaueres aussagen können, nennen wir sie »Polaritäten« oder wie ich vorziehen möchte »Affinitäten«, das zeigen viele der unzähligen Versuche, welche gerade mit dem Süsswasser-Polypen angestellt sind. So schnitt RAND das Vorderende des Thieres mit dem Tentakelkranz ab, und nun verlängerte sich das abgeschnittene Scheibchen lebender Substanz derart in der Querrichtung, dass die Hälfte der Tentakel rechts, die andere links zu liegen kam; zwischen den beiden Tentakelgruppen aber streckte sich der Körper, so dass die beiden Gruppen immer mehr auseinander rückten, und dass schliesslich die ursprüngliche Queraxe des Thiers zur Längsaxe wurde. Die eine Tentakelgruppe blieb bestehen, und umgab den neuen Mund, die andere am entgegengesetzten Pol, dem jetzigen Fuss des Thieres gelegene starb ab. Diese totale Umgestaltung des Polypen in der Zusammenordnung seiner Haupttheile deutet auf unbekannte Kräfte hin, die nicht in den einzelnen Determinanten an und für sich schon, sondern in den vitalen Eigenschaften der lebenden Theile, in dem Aufeinander-Wirken derselben ihren Grund haben müssen.

So steht es aber bei allen niederen Metazoen mit hohem Regenerationsvermögen, nicht nur bei Polypen, sondern auch bei niederen Würmern, z. B. den Planarien. Durch die Versuche von LOEB, MORGAN, VOIGT, BICKFORD und Anderen wissen wir, dass diese Thiere nahezu jede Verstümmelung mit vollständiger Wiederherstellung beantworten, dass man sie z. B., wie in Fig. 96 angedeutet ist, in neun Querstücke zerschneiden kann mit dem Erfolg, dass jedes dieser Stücke wieder zu einem ganzen Thier heranwächst, soweit nicht etwa Ungunst der äusseren Einflüsse dies verhindert.

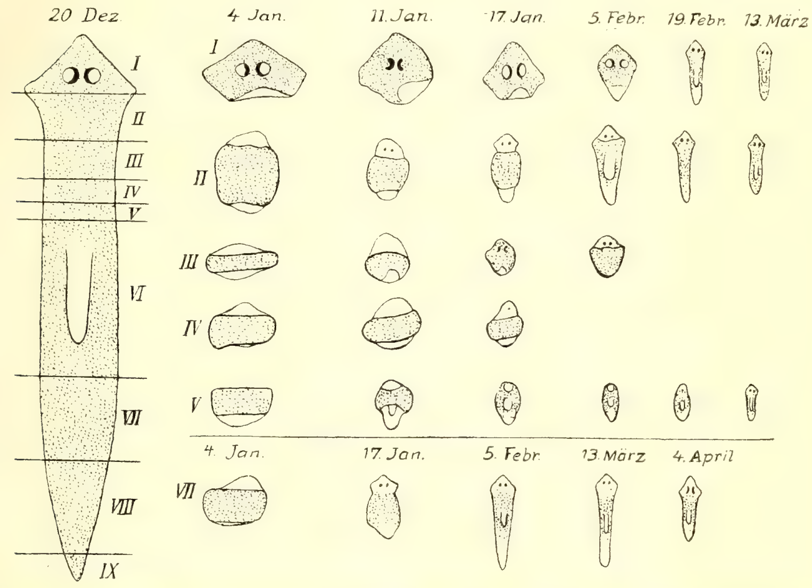


Fig. 96. Planarie, durch Querschnitte in neun Stücke zerschnitten, deren Regeneration zum ganzen Thier bei sieben Stücken verfolgt wurde. Nach MORGAN.

Ähnliches geschieht, wenn man einem Tubularia-Polypen den Kopf abschneidet, — es bildet sich ein neuer Kopf mit Rüssel und Fangarmen. So wenigstens, wenn der Stiel des Polypen in der normalen Lage belassen wird, steckt man ihn aber in umgekehrter Lage in den Sand, so entsteht an dem jetzt oberen Ende, an dem vorher Wurzelausläufer entsprangen, ein neues Köpfchen, während das frühere Kopfende nun Wurzeln treibt. Durch horizontales Aufhängen des kopflos gemachten Stiels im Wasser kann man die Entstehung eines Köpfchens an beiden Enden des Stiels hervorrufen, so dass angenommen werden muss, jede Stelle des Polypen sei unter Umständen

zur Bildung eines Köpfchens fähig, und es seien eben gerade die »Umstände«, hier also vielleicht die Schwerkraft, die Berührung mit der Erde oder dem Wasser, und gegenseitige Beeinflussung der Theile des Thiers aufeinander, welche darüber entscheiden, was entstehen soll. LOEB, der diese Art der Regeneration zuerst beobachtete, nannte sie Heteromorphose, um damit auszudrücken, dass bestimmte Theile des Thiers auch an ganz anderen Stellen hervorgerufen werden können, als an den ursprünglich für sie bestimmten.

Man würde gewiss mit Unrecht diese Heteromorphosen gegen die Determinantenlehre ins Feld führen, aber freilich geben dieselben ihr auch keinen Anlass, ihre Erklärungskraft besonders zu bethätigen, denn sie kann hier wieder nur sagen, dass in allen, oder doch in zahlreichen Zellen des Thieres der volle Determinanten-Complex des Ektoderms, in anderen der des Entoderms enthalten sein muss, und dass davon bestimmte Determinantengruppen aktiv werden, wenn gewisse äussere oder auch innere Reize auslösend einwirken. Solchen Thieren gegenüber leistet die Theorie kaum mehr, als die entgegengesetzte Annahme, das Regenerationsvermögen sei eine allgemeine Eigenschaft der lebenden Substanz, welche sich nur nicht überall mit gleichem Erfolg geltend machen könne, weil sie mit steigender Complikation des Baues immer grösseren Schwierigkeiten begegne. Die Leistungen der Theorie fangen erst da an, wo nachweislich nicht mehr jeder Theil jeden anderen hervorbringen kann, wo das Regenerationsvermögen beschränkt ist, nur bestimmten Theilen in bestimmtem Masse zukommt, und nur von bestimmten Theilen auszugehen vermag. Hier versagt die Annahme einer allgemeinen und primären Regenerationskraft. Wer wie O. HERTWIG darauf beharren will, dass das Idioplasma in allen Zellen des Körpers das gleiche sei, dem steht ja allerdings der Ausweg offen, dass in den Fällen, in welchen Regeneration nicht eintritt, die Schuld nicht am Regenerationsvermögen, sondern am Mangel der dasselbe auslösenden richtigen Reize läge, und auf den ersten Blick scheint es, als ob er aus dieser Position auch nicht zu vertreiben wäre. Wir werden aber Thatsachen kennen lernen, die diese Auslegung nicht gestatten.

Mir erscheint deshalb das Vermögen der Regeneration nicht als etwas Primäres, vielmehr als eine Anpassung an die Verletzbarkeit der Organismen, d. h. als ein Vermögen, welches den Organismen in verschiedenem Masse zukommt, und zwar je nach dem Grade und der Häufigkeit ihrer Verletzbarkeit.

Regeneration verhindert, dass verletzte Thiere zu Grunde gehen oder nur verstümmelt weiterleben, und darin liegt ein Vortheil für die Erhaltung der Art, der um so grösser ist, je häufiger Verletzungen bei der Art vorkommen, und je stärker sie direkt oder indirekt das Leben bedrohen. Allen Vielzelligen, auch den höchsten unter ihnen ist deshalb ein gewisses Mass von Regenerationsvermögen unentbehrlich. Wir Menschen z. B. könnten den zahlreichen Gefahren der Infektion durch Bacillen und andere Mikro-Organismen nicht entgehen, wenn die uns schützende äussere Haut nicht das Vermögen der Regeneration wenigstens in soweit besässe, um eine Wunde schliessen, und ein herausgerissenes Hautstück durch Narbengewebe ersetzen zu können. Offenbar muss also der Mechanismus, welcher die Regeneration hervorruft, auf jeder Stufe der phyletischen Entwicklung in irgend einem Grade und irgend welchen Theilen erhalten geblieben sein, und sich nur entsprechend dem Bedürfniss der betreffenden Thierform erhöht oder verringert, auf bestimmte, der Verletzung stark ausgesetzte Theile konzentrirt, von anderen, selten oder nie bedrohten zurückgezogen, und so die grosse Verschiedenheit in der Stärke und Lokalisirung des Regenerationsvermögens hervorgerufen haben, welche wir heute beobachten. Dies Alles aber kann nur als Anpassung aufgefasst werden.

Dass in der That das Vermögen der Regeneration keineswegs ein gleichmässiges ist, und dass es, soweit wir sehen, entsprechend dem Bedürfniss des Thieres zu- und abnimmt, sowohl in Bezug auf das Ganze, wie auf die einzelnen Theile, möchte ich Ihnen an einigen Beispielen zeigen.

Zunächst sei darauf hingewiesen, dass jene mit einem so hohen und allgemeinen Regenerationsvermögen ausgerüsteten niederen Metazoen, wie vor Allem die Hydroid-Polypen, auch wirklich dieses Vermögens zu ihrer Erhaltung bedürfen; sie sind nicht nur weich, leicht verletzbar und zerreissbar, sondern sie werden auch thatsächlich in einem sehr hohen Mass durch Feinde dezimirt. Im Anfang Mai fand ich an den Mauern des Hafens von Marseille ganze Wälder von Polypenstöckchen der Gattungen Campanularia, Gonothyraea und Obelia, alle gross und prachtvoll entwickelt mit Tausenden von Einzel-Polypen und Medusen, aber sehr bald schon waren die Polypen zum grössten Theil abgefressen von kleinen Caprellen und anderen Krebsen, Würmern und zahlreichen anderen Feinden, und gegen Ende Mai war es nicht möglich, noch ein schönes, vollbesetztes Stöckchen zu finden. Da muss es denn doch von entscheidender Bedeutung für diese Arten

sein, wenn die verschonten, weil von hornigen Röhren geschützten Stämme und Äste solcher Stöckchen das Vermögen besitzen, ihre einfachen Weichtheile in Polypen-Köpfchen umzuwandeln, oder Knospen zu treiben, die sich zu Polypen gestalten, oder aus abgefressenen, losgebissenen und zu Boden gesunkenen Zweigstückchen wieder ein neues Stöckchen hervorsprossen zu lassen. Wenn schliesslich ein abgerissener Polypenstiel (von Tubularia), der in verkehrter Lage zu Boden sinkt, es vermag, Wurzel zu fassen mit seinem jetzt unteren Ende, und ein Polypenköpfchen zu treiben an seinem jetzt oberen Ende, so wird uns auch dies als zweckmässig erscheinen, und wird uns insofern nicht überraschen, als wir ja längst gewohnt sind zu sehen, dass das Zweckmässige, wenn überhaupt möglich, auch Wirklichkeit wird. Denken Sie nur an alle die zahllosen Anpassungen in Farbe und Form, die wir in den ersten Vorträgen besprochen haben. Ich hoffe Ihnen später noch eingehender zeigen zu können, wie es kommt, dass das Bedürfniss die Anpassung hervorruft. In Bezug auf den Fall der Polypen begreifen wir jedenfalls, dass so weit als das Vermögen hochgradigster Knospung und Regeneration bei diesen Thieren überhaupt möglich war, dasselbe auch sich ausbilden musste. Regeneration und Knospung ergänzen sich hier, indem Erstere für das Einzelthier, die »Person« dasselbe leistet, was Knospung für den ganzen Stock, nämlich die restitutio in integrum. Man begreift, dass Erstere unschwer einzurichten war, wo Letztere, die Knospung ohnehin schon bestand.

Um so auffälliger muss es erscheinen, wenn bei den höheren Pflanzen, die doch alle auf Knospung beruhen, und die in demselben Sinn Pflanzen-Stöcke (Cormen) sind, wie jene Polypen Thierstöcke, dennoch nur in geringem Masse das Vermögen der eigentlichen Regeneration besitzen, obgleich doch auch sie in hohem Grade verletzbar sind.

Wir sehen daraus, dass die beiderlei Vermögen nicht zusammenfallen, dass Keimplasma in zahlreichen Zellen des Körpers in inaktivem Zustand enthalten sein kann, und dass dennoch Regeneration aller einzelner Defekte nicht möglich ist. So aber verhält es sich bei der höheren Pflanze in Bezug auf die meisten Theile. Ein Blatt, in welches man ein Loch geschnitten hat, schliesst sich nicht mit neuem Zellenmaterial zu, ein Farnwedel, dem man einen Theil seiner Fiederblättchen entfernt hat, treibt keine neuen, sondern bleibt verstümmelt, und selbst solche Blätter, welche auf feuchte Erde gelegt leicht Knospen zu ganzen neuen Pflänzchen hervorbringen, wie die von Begonien,

ersetzen ein herausgeschnittenes Stück ihrer Blattspreite nicht wieder — sie sind also auf Regeneration durchaus nicht eingerichtet.

Vom Nützlichkeitsstandpunkt lässt sich das leicht verstehen. Es war der Natur gewissermassen nicht der Mühe werth, solche Einrichtungen an Blättern oder an Blüthen zu treffen, weil sie theils rasch vergängliche Gebilde sind, theils aber schnell und leicht durch neue Bildungen ihres Gleichen ersetzt werden können. Dazu kommt, dass ein Blatt trotz des Loches, das wir in dasselbe gemacht haben, ruhig weiter funktionirt, während ein Polyp, dem wir den Mund und die Tentakel wegschneiden, nicht im Stande wäre, sich zu ernähren, wenn er nicht auf Regeneration eingerichtet wäre. Dass aber auch bei der Pflanze diese Einrichtung hätte getroffen werden können, beweisen die Wurzelspitzen, die sich wieder neu bilden, wenn sie verletzt worden waren, und die Schliessung von Wunden des Stammes durch »Callus«.

Ich werde noch einmal auf die Pflanzen zurückkommen, wenn es sich um den Mechanismus der Regeneration handelt, und wende mich zunächst wieder zu den Thieren, um an ihnen noch weiter zu untersuchen, ob die Regenerationskraft in Abhängigkeit steht von der Höhe der Verletzungsgefahr, der das Thier ausgesetzt ist und von der biologischen Wichtigkeit des verletzten Theils, denn so muss es ja sein, falls Regeneration wirklich durch Anpassung geregelt wird.

Von Wirbelthieren hat kaum eines eine solche Berühmtheit erlangt wegen seines hohen Regenerationsvermögens, als der Wassermolch, die Arten der Gattung Triton. Sowohl der Schwanz als die Beine und ihre Theile wachsen wieder, wenn sie abgeschnitten werden. Spallanzani sah sechs Mal die Beine wieder wachsen, nachdem er sie dem Thier sechs Mal abgeschnitten hatte. Beim blinden Olm der Krainer Höhlen (Proteus), einem nahen Verwandten des Wassermolches regenerirt sich das Bein erst nach $1^1/_2$ Jahren, obwohl das Thier einer etwas niederen Organisationsstufe angehört als der Wassermolch, also eher leichter, als schwerer verlorene Theile wieder ersetzen sollte. Aber der Proteus lebt geschützt vor Gefahren in dunkeln und stillen Höhlen, während die Tritonen einer grossen Zahl von Feinden ausgesetzt sind, die ihnen Stücke vom Schwanz oder von den Beinen abfressen; und die Beine sind bei ihnen die Hauptbewegungswerkzeuge, ohne die sie schwer ihre Nahrung erlangen könnten. Anders bei dem langgestreckten, aalförmigen Molch aus den Sümpfen Südkarolinas, dem Siren lacertina. Dieser bewegt sich

durch Schlängelungen des sehr muskelkräftigen Rumpfes nach Art eines Aales, und hat in Folge des Nichtgebrauchs der Hinterfüsse diese bereits vollständig eingebüsst. Aber auch die Vorderbeine sind klein und schwach geworden, und besitzen nur noch zwei Zehen, und diese regeneriren sich nicht, wenn sie abgebissen werden, oder doch nur sehr langsam.

Die Regenwürmer sind vielen Verfolgungen ausgesetzt; nicht nur Vögel, wie die Amseln und manche Spechte, sondern vor Allem auch die Maulwürfe stellen ihnen nach, und DAHL hat gezeigt, dass diese sich im Winter ganze Vorräthe von Würmern anlegen, die sie vorher durch einen Biss halb lahm gemacht haben, wie denn schon RÉAUMUR wusste, dass die Regenwürmer häufig nur halb von den Maulwürfen gefressen werden. Da war es offenbar von Werth für sie, wenn ein Stück wieder zum ganzen Thier auswachsen konnte, und dementsprechend finden wir denn auch ein ziemlich ausgebildetes Regenerationsvermögen bei ihnen. Doch ist dasselbe verschieden hoch bei verschiedenen Arten, und es wäre interessant, wenn wir die Lebensverhältnisse derselben genau genug kennten, um zu beurtheilen, ob das Regenerationsvermögen bei ihnen parallel den Gefahren, denen die Art ausgesetzt ist, steigt und fällt. Leider sind wir davon aber noch weit entfernt, wir wissen nur, dass bei den eigentlichen Erdwürmern der Gattungen Lumbricus und Allobophora das Vermögen der Regeneration noch ein beschränktes ist, so zwar, dass höchstens zwei ganze Würmer aus einem in zwei Stücke zerschnittenen Thier hervorgehen können, oft aber auch nur eines. Ein Zerschneiden in mehrere Stücke ergibt nicht etwa ebensoviele ganze Würmer, sondern meist nur einen, oder auch gar keinen.

Das entspricht dem Verhalten ihrer Feinde, die ihnen wohl einmal ein Stück abbeissen oder bei Fluchtversuchen abreissen werden, die sie aber nicht zerstückeln. Stärker ausgebildet ist das Regenerationsvermögen schon bei der Gattung Allurus; noch stärker bei den im Schlamm von Seeen lebenden Würmern der Gattung Criodrilus, und am höchsten bei der auch am Boden von kleinen Seeen lebenden Gattung Lumbriculus. Diesen letzteren Wurm zerlegte schon BONNET in 26 Stücke von etwa zwei Millimeter Länge, und sah danach die meisten derselben zu ganzen Würmern wieder heranwachsen. Seine Versuche sind in neuester Zeit öfters wiederholt und mannichfach variirt und präcisirt worden. VON BÜLOW erzielte noch aus Stückchen von nur vier bis fünf Leibesringeln ganze Thiere, und bei solchen von acht bis neun Segmenten gelang dies regelmässig. Ein Lumbri-

culus, den er in 14 Stücke zerschnitten hatte, von denen eines nur 3,5 mm Länge mass, gab 13 ganze Würmer mit Kopf und Schwanz, nur ein Stück ging zu Grund.

Diese Würmer haben kleine Feinde mit scharfen Kiefern, die sie von vorne oder hinten her blos anfressen, nicht ganz verschlingen. Schon LYONET, der berühmte Zergliederer der Holzraupe bemerkte, als er die Larven von Libellen mit solchen Würmern fütterte, dass »das Vordertheil von einigen, denen die Larven das Hintertheil weggefressen hatten, auf dem Boden fortlebte«. Wir verstehen also, warum diesen Würmern ihre hohe Regenerationskraft von Nutzen ist, und zugleich auch, warum es bei ihnen vortheilhaft ist, dass sie sich schon auf schwache Reize hin in Stücke zerschnüren können, worauf ich noch zurückkomme.

Die so verschiedene Höhe des Regenerationsvermögens bei Thieren derselben kleinen Gruppe, und nahezu oder ganz der gleichen Organisationshöhe spricht wohl sehr dafür, dass es sich hier um Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen handelt, wenn wir dies auch im Einzelnen nicht nachweisen können. Aber es wäre irrig, ihre Lebensbedingungen für die gleichen zu nehmen, da sie nicht nur an verschiedenen Orten leben: in der Erde, im Schlamm oder im Wasser, und damit schon anderen Feinden ausgesetzt sind, sondern auch in Grösse und Schnelligkeit, in Schutz- und vielleicht auch in Trutzmitteln ganz verschieden sein können, und theilweise es auch nachweisbar sind.

Ganz dasselbe tritt uns in einer noch kleineren Gruppe von Würmern entgegen, bei RÖSEL's »Wasserschlänglein«, den Nais-Arten. Auch sie verhalten sich in Bezug auf Regeneration verschieden, denn während manche Arten, wie Nais proboscidea und Nais serpentina sich in zwei oder in drei Stücke zerschnitten zu zwei, resp. drei ganzen Thieren regeneriren, führt BONNET ausdrücklich eine unbenannte Nais-Art an, die das Zerschneiden nicht erträgt, ja die sogar stirbt, wenn man ihr nur den Kopf abschneidet.

Also weder die Organisationshöhe noch die Verwandtschaft allein entscheidet über die Höhe der Regenerationskraft. Wie aber nahe verwandte Arten sich darin verschieden verhalten können, so auch die Theile ein und desselben Thieres, und auch hier scheint die Höhe der Regeneration zusammenzuhängen mit der häufigeren oder selteneren Verletzung des betreffenden Theils und mit seiner Wichtigkeit für die Erhaltung des Lebens. Auch davon seien einige Beispiele angeführt.

Theile, die im natürlichen Leben der Art niemals verletzt werden, besitzen auch häufig keine Regenerationskraft. So die inneren Theile der sonst so regenerationskräftigen Wassersalamander. Ich schnitt Thieren in der Äther-Narkose die eine Lunge halb oder auch fast ganz weg; die Wunde schloss sich, aber eine Wiederherstellung des Organs trat nicht ein. Ebenso ging es, wenn ein Stück des Samenleiters, oder des Eileiters weggenommen wurde. Wohl vergrössert sich die Niere auch höherer Thiere, wenn man ein Stück herausgeschnitten hat, indem die vorhandenen Gewebstheile sich vermehren, aber das ist nur ein physiologischer Ersatz, hervorgerufen durch den erhöhten funktionellen Reiz, wie er durch die Anhäufung von Harnbestandtheilen im Blute gesetzt wird. Ein solcher Ersatz beruht einfach auf Wachsthum schon vorhandener Theile, wie es auch eintritt, wenn beim Menschen die eine Niere ganz entfernt wird, wo ja bekanntlich die andere bis zu doppelter Grösse heranwachsen kann. Das ist blosse Hypertrophie des zurückgebliebenen Theiles, aber keine Regeneration in morphologischem Sinn, und nicht vergleichbar der Neubildung eines abgeschnittenen Beins beim Salamander, oder eines Kopfes beim Wurm, deren Wucherung nicht eine blosse Wucherung des zurückgebliebenen Stumpfes ist, sondern eine neue Formbildung. Regeneration würde es sein, wenn neue Nierenkelche aus dem Rest des Nierengewebes gebildet würden, oder bei der Leber, wenn weggeschnittene Leberlappen wieder hervorwüchsen. Beides geschieht aber nicht, und soviel ich weiss, ist noch niemals etwas Derartiges beobachtet worden, vielmehr nur Neubildung von Leberzellen durch Vermehrung der vorhandenen; das ist aber keine Regeneration im morphogenetischen Sinn.

Ich erwähnte vorhin das geringe Regenerationsvermögen des blinden Olm (Proteus) in Bezug auf Beine oder Schwanz, und brachte diese Thatsache in Verbindung mit dem Mangel an Feinden in dem nur schwach bevölkerten Höhlengebiet. Dasselbe Thier aber regenerirt abgeschnittene Kiemen, was wohl damit zusammenhängt, dass die Olme, ganz wie andere mit äusseren Kiemen versehene Molche sich öfters gegenseitig die Kiemen abfressen. So blieb die Regenerationskraft der Kiemen auch dann noch erhalten, als die Thiere bereits in das stille Krainer Höhlensystem eingewandert, und sonstigen Angreifern entrückt waren.

Bei den Eidechsen ersetzt sich ein abgeschnittenes Bein nicht wieder, wohl aber der abgeschnittene Schwanz, und dies hat seine ganz bestimmte biologische Ursache, indem das flinke Thierchen

wohl selten von einem Verfolger an einem Fuss gepackt wird, wohl aber an dem weit nachschleppenden Schwanz. Deshalb ist dieser Letztere nicht nur auf Regeneration eingerichtet, sondern auch auf »Autotomie«, d. h. auf leichtes Abbrechen, wenn er festgehalten wird.

Wir sahen oben, dass die Ringelwürmer zum Theil eine sehr hohe Regenerationskraft besitzen; dennoch kann nicht jeder Theil jeden anderen hervorbringen, und während bei Lumbriculus jedes Stückchen von nur fünf oder zehn Segmenten im Stande ist, einen neuen Kopf und Schwanz hervorwachsen zu lassen, vermögen weder zehn noch zwanzig, noch alle Segmente zusammen, wenn man sie der Länge nach halbirt, die andere Hälfte wieder hervorzubringen, und die Ursache dieses Unvermögens liegt nicht etwa darin, dass das Thier durch diese Art der Verstümmelung am Fressen verhindert wird, denn auch quere Theilstücke des Wurms fressen nicht eher wieder, als bis sie einen neuen Kopf und Schwanz gebildet haben. Der Grund muss darin liegen, dass die Anlagen zu dieser Art der Regeneration hier fehlen, und sie werden fehlen, weil eine Längsspaltung dieser walzigen, relativ dünnen und dazu sehr kontraktilen Thiere im Naturzustand niemals vorkommt, also auch nicht von der Natur vorgesehen werden konnte[1].

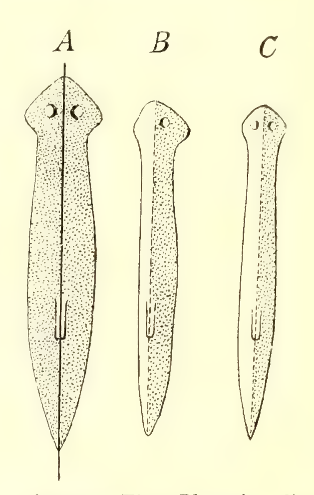


Fig. 97. Eine Planarie, die durch einen Längsschnitt in zwei Stücke getheilt wurde, von welchen jedes sich wieder zum vollständigen Thier ergänzte; *B* die linke Hälfte im Beginn der Regeneration, *C* am Ende derselben; nach MORGAN.

Dass aber eine solche Regeneration hätte vorgesehen werden können, wenn sie nützlich gewesen wäre, das lehren die Planarien unter den Plattwürmern, bei welchen sich jedes grössere oder auch recht kleine Stück des Körpers, stamme es aus der Mitte oder von

[1] MORGAN erklärt diese Angabe für unrichtig, indem er mittheilt, dass Lumbriculus seitlich regeneriren könne. Sieht man aber näher zu, so sagt er nur, dass kleine Lücken, die man auf der einen Seite durch Herausschneiden hervorruft, sich wieder ausfüllen, während das herausgeschnittene Stück selbst zu Grunde geht. Halbirt man das ganze Thier, so sterben nach MORGAN beide Hälften ab, oder schneidet man ein »very long piece« von der einen Seite ab, so stirbt nicht nur dieses, sondern auch »the remaining piece« ab. Es besteht also, ganz wie ich sagte, ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Regenerationsvermögen von Lumbriculus und Planaria.

der rechten oder linken Seite des Thiers, wieder zur ganzen Planarie auswächst. Man kann das Thier, wie in Fig. 97, der Länge nach halbiren, und jede der Hälften ergänzt sich wieder zum Ganzen. Das begreift sich vom biologischen Standpunkt aus wiederum sehr wohl, denn die platten, weichen und leicht zerreissbaren Thiere sind eben allen möglichen Verletzungen ausgesetzt, und werden thatsächlich häufig von Feinden, die sie nicht gleich ganz verschlingen können, verstümmelt. VON GRAAFF traf nicht selten Exemplare von See-Planarien (Makrostomum) an, denen »ein Theil des Hinterendes oder der ganze Schwanztheil bis an den Darm« fehlte, und von Monotus-Arten kamen ihm im Mai »sehr oft« Exemplare vor mit gespaltenem oder abgebissenem Hinterende. Wahrscheinlich sind es Krebs-Arten, welche diese Plattwürmer verfolgen, jedenfalls aber ist soviel bewiesen, dass dieselben reichlich Gelegenheit haben, von ihrem Regenerationsvermögen Gebrauch zu machen, und dass die Art Vortheil daraus zieht in Bezug auf ihre Erhaltung.

Im Gegensatz dazu besitzen die im Innern anderer Thiere lebenden, und deshalb vor Verstümmelungen meist geschützten Würmer aus der Ordnung der Rundwürmer (Nematoden), so viel bekannt, gar kein Regeneratiornsvermögen, und überleben weder eine Längs- noch eine Quertheilung.

Die Vögel galten bis vor Kurzem für Thiere von sehr geringer Regenerationskraft, und in der That können sie weder ein Bein, noch einen Flügel ganz oder theilweise wieder ersetzen; aber, was bei höheren Wirbelthieren sonst ganz unerhört ist, sie können den ganzen vorderen Theil des Gesichtsschädels, den Schnabel, wieder ergänzen, ja fast ganz neu bilden mit Knochen und Horntheilen. VON KENNEL theilte einen solchen Fall vom Storch mit, der längere Zeit ganz vereinzelt blieb, bis BORDAGE vor wenigen Jahren nachwies, dass bei den Hähnen, die auf der Insel Bourbon zu der dort beliebten Belustigung des Hahnenkampfes benutzt werden, der Schnabel sich regelmässig wiederherstellt, wenn er abbricht oder zersplittert. Nun theilt neuestens BARFURTH noch einen Fall von vollständigem Ersatz des abgebrochenen Schnabels von einem Papagei mit. In Erstaunen kann es uns nicht setzen, dass gerade der Schnabel bei den Vögeln so hohe Regenerationskraft besitzt, denn er ist von allen Theilen des Vogels derjenige, der am leichtesten einer Verletzung ausgesetzt ist; mit ihm wehrt sich der Vogel gegen Feinde und Rivalen, mit ihm überwältigt und zerhackt er die Beute, mit ihm haut er Löcher in Bäume (Spechte), oder klettert (Papageien), oder hackt und wühlt in der Erde, oder baut

das Nest u. s. w. Aber dass das Regenerationsvermögen gerade für diesen Theil des Körpers in solchem Masse erworben werden konnte, während die übrigen zwar wichtigen, aber selten verletzten Theile es nicht besitzen, deutet wieder auf den Anpassungs-Charakter des Regenerationsvermögens hin.

Es verschlägt Nichts, wenn sich Fälle nachweisen lassen, die diese Abhängigkeit der Regenerationskraft eines Theils von seiner Wichtigkeit und seiner Verletzbarkeit nicht erkennen lassen, sie schwächen nicht die Beweiskraft der positiven Fälle, weil wir die genaueren Modalitäten, unter welchen die Regenerationskraft eines Theils zunimmt, nicht kennen, vor Allem nicht das Tempo, in welchem dies geschieht. Wenn Anpassung überhaupt auf Selektionsvorgängen beruht, so muss auch ein Anwachsen der Regenerationskraft durch sie hervorgerufen werden können. Dagegen ist es keineswegs selbstverständlich, dass auch das Schwinden einer früher vorhandenen, im Laufe der Zeiten aber überflüssig gewordenen Regenerationskraft bei einem Theil durch Naturzüchtung sofort erfolgen muss. Denn es liegt im Wesen derselben, dass sie nur das Nützliche befördert, oder das Schädliche beseitigt, dem Gleichgültigen gegenüber hat sie keine Macht. Daraus folgt, dass das einmal vorhandene Regenerationsvermögen eines Theils nicht durch Naturzüchtung (Personalselektion) wieder beseitigt werden kann, denn dasselbe ist seinem Besitzer in keinem Grade nachtheilig. Wenn es trotzdem allmälig wieder herabsinkt und erlischt, falls es von keinem Vortheil mehr ist, wie das für die Beine und den Schwanz des blinden Höhlenmolchs bis zu einem gewissen Grad der Fall zu sein scheint, so muss das auf anderen Vorgängen beruhen, auf denselben, welche es allgemein mit sich bringen, dass nicht mehr gebrauchte Theile oder Fähigkeiten allmälig schwinden. Wir werden später der Wurzel dieser Vorgänge nachzuspüren suchen, für jetzt aber genügt es, zu wissen, dass sie erfahrungsgemäss ungemein langsam vor sich gehen, dass es ganzer Erdperioden bedurft hat, um die Beine der Schlangen-Vorfahren so vollständig aus ihrem Bau zu eliminiren, als es bei den meisten der heutigen Schlangen der Fall ist, während der schon in der Kreidezeit in die Krainer Höhlen eingewanderte Proteus zwar blind ist, aber doch noch seine Augen unter der Haut beibehalten hat, wenn auch in rückgebildetem Zustand.

Wenn es nun aber mit der Rückbildung nicht gebrauchter Theile und Fähigkeiten so langsam geht, dann darf es uns (nicht in Erstaunen setzen, wenn wir gar manchmal Theilen begegnen, die ihre

Regenerationsfähigkeit noch besitzen, obwohl sie gegen Verletzung geschützt sind. Wenn deshalb MORGAN am Einsiedlerkrebs fand, dass seine in der Schneckenschale geschützten Gliedmassen ebenso gut regeneriren als diejenigen, welche er beim Gehen braucht und deshalb hervorstreckt und eventuellen Angriffen blossstellt, so beweist das Nichts gegen den Schluss aus den oben angeführten Thatsachen, nach welchen die Regenerationskraft unter dem Gesetz der Anpassung steht. Denn der Schwund dieser Kraft muss sehr viel langsamer erfolgen, als das Anwachsen derselben, wie denn z. B. die Ausbildung der Schwanzflosse der Wale längst eine vollendete Thatsache ist, während die gerade durch ihre Ausbildung matt gesetzten Hinterbeine dieser kolossalen Säuger noch immer in rudimentärem Zustand im Muskelfleisch des Rumpfes verborgen liegen. Und doch müssen diese Gliedmassen genau in demselben Tempo und Grad an Bedeutung für die Bewegung des Thieres verloren haben, in welchem die Schwanzflosse mächtiger wurde. Die Rückbildung erfolgte also hier in langsamerem Tempo, als die Vorwärtsbildung.

So ist es denn klar, dass die Regenerationskraft nicht eine primäre Eigenschaft des Lebendigen ist, welche allen Arten gleicher Organisationshöhe und allen Theilen eines Thiers in gleichem Masse zukommt, sondern eine Kraft, welche den Thieren gleicher Komplizirtheit in ebenso verschiedenem Masse zukommt, wie ihren Theilen, und welche augenscheinlich durch Anpassung geregelt wird. Zwischen Theilen mit, und Theilen ohne Regenerationsvermögen muss ein materieller Unterschied bestehen, in den ersteren muss Etwas vorhanden sein, was in den zweiten fehlt, und dies ist nach unserer Theorie die Ausrüstung mit Regenerations-Determinanten, d. h. mit den Determinanten der wiederherzustellenden Theile.

Wenn sich dies wirklich so verhält, dann muss es sich insoweit wenigstens nachweisen lassen, als man feststellen kann, dass die Fähigkeit, einen beschädigten oder verloren gegangenen Theil wieder zu ergänzen oder neu zu bilden, eine beschränkte, auf bestimmte Stellen und Zellenschichten lokalisirte sein kann. Dies lässt sich nun wirklich nachweisen, wie schon die zahlreichen Fälle zeigen, in welchen das Vermögen der Regeneration verbunden ist mit dem der Autotomie, d. h. mit dem Vermögen, einen Körpertheil selbst abzubrechen oder abzuschnüren. Schon bei den Würmern findet sich dies Vermögen, wie bei Gelegenheit der hohen Regenerationskraft des Lumbriculus bereits erwähnt wurde. Dieser Wurm pflanzt sich im Sommer durch sog. »Schizogonie« fort, durch Zerbrechen in zwei,

drei, oder auch mehr Stücke, und zwar scheinen nicht nur starke Reize, wie z. B. Einklemmen des einen Wurmendes durch die Kiefer einer Insektenlarve, dies Zerbrechen auszulösen, sondern schon unbedeutende Reibungen am Boden. Bei diesem Thier freilich ist die Regenerationskraft eine so hohe, dass von einer Lokalisirung der Regenerations-Anlagen nicht die Rede sein kann; fast jede Bruchfläche ist zur Regeneration fähig.

Wohl aber zeigt sich diese Lokalisirung bei Krebsen und Insekten, die an ihren Gliedmassen, besonders den Beinen, das Vermögen der Selbst-Amputation besitzen. Schon 1826 hat MAC CULLOCK dies seltsame Vermögen bei Krebsen beobachtet, und den Mechanismus beschrieben, auf welchem es beruht. Das Bein bricht, wenn es gereizt, also z. B. an der Spitze gepackt und festgehalten wird, an einer bestimmten Stelle ab. Diese Stelle liegt mitten auf dem kurzen, zweiten Beinglied (Fig. 98, *A* und *B*, *s*), gerade zwischen den Ansätzen der Muskeln (*me*, *mf*, *m*), welche von da in der Richtung gegen die Spitze des Beins, und umgekehrt gegen die Rumpfwand ziehen. Zwischen diesen Muskelansätzen ist das Hautskelett dünn und brüchig, und bildet eine Sutur, *s*, welche durchbricht, sobald das Thier die Muskeln seines Beins krampfhaft zusammenzieht, und dabei den unteren Höcker *a* fest gegen den Vorsprung *b* des ersten Gliedes anstemmt. Die Krabben bedürfen zum Abwerfen der Gliedmassen einer ganz bedeutenden Muskelanstrengung, und vermögen es deshalb nur zu thun, so lange sie ganz lebensfrisch sind.

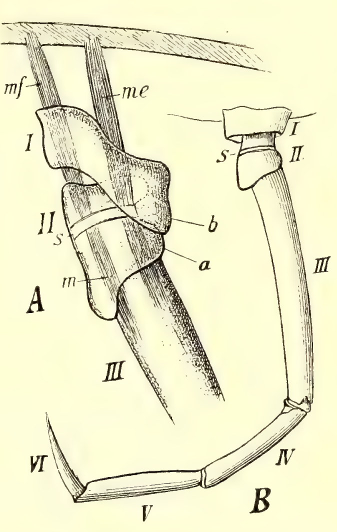


Fig. 98. Ein auf Selbstverstümmelung (Autotomie) eingerichtetes Bein einer Krabbe. *A* Die drei ersten Beinglieder *I*, *II* u. *III*; *s* die »Sutur«, d. h. eine für den Bruch vorbereitete verdünnte Stelle auf dem zweiten Glied; *mf* Beugemuskel, *me* Streckmuskel, beide an der Sutur sich ansetzend. *B* Das ganze Bein mit seinen sechs Gliedern und der Sutur, *s*, bei schwächerer Vergrösserung. Nach MAC CULLOCK.

Hier haben wir also eine ganz bestimmte, morphologische Anpassung der Theile an die häufig eintretende Gefahr, von einem Feind am Bein gepackt, ganz in dessen Gewalt zu gerathen. Durch plötzliches, gewaltsames Abwerfen des Beins entzieht sich die Krabbe

dieser Gefahr. Ganz ähnliche Anpassungen finden sich bei gewissen Insekten, z. B. den Gespenst-Heuschrecken (Phasmiden), bei welchen auch der Mechanismus ein ganz ähnlicher ist, und fast genau an der entsprechenden Stelle liegt, nämlich an der Verwachsungsstelle vom zweiten und dritten Glied des Beins, »Trochanter« und »Femur«. Der Nutzen der Einrichtung liegt hier nicht blos darin, dass die Thiere dadurch Feinden entfliehen können, sondern noch in anderen Verhältnissen, deren Kenntniss wir BORDAGE verdanken. Dieser Forscher beobachtete, dass die Phasmiden nicht selten bei einer ihrer zahlreichen Häutungen zu Grunde gehen, indem sie theilweise in der alten Haut stecken bleiben. Unter 100 Phasmen starben neun auf diese Art, während 22 sich mit der Zurücklassung von einem oder mehreren Beinen losrissen, und nur 69 die Häutung ohne Verlust überstanden.

Dass die Häutung den Insekten verderblich werden kann, lässt sich auch bei uns beobachten, wie wohl Jedem bekannt ist, der sich mit der Aufzucht von Raupen befasst hat. Auch diese bleiben zuweilen in ihrer Haut stecken, und gehen dann — wenn man ihnen nicht künstlich nachhilft — zu Grunde. Autotomie habe ich bei ihnen nicht bemerkt, bei den Phasmiden aber scheint sie eine oft benutzte, und deshalb für die Erhaltung der Art vortheilhafte Einrichtung zu sein.

Solche durch Autotomie abgeworfene Gliedmassen ersetzen sich nun wieder, und zwar von der Stelle aus, an welcher sie abbrachen, also von der »Sutur« aus. Dort fiel schon älteren Beobachtern (GOODSIR) eine gallertartige Zellenmasse im Innern des Gliedes auf, von welcher die Bildung des neuen Beins ausgeht. Nun könnte man glauben, dass diese hier befindliche Regenerations-Anlage auch im übrigen Bein vorhanden sei; dem ist aber nicht so, vielmehr beantwortet das Thier ein Abreissen nur eines oder weniger Glieder des Beines nicht direkt mit Regeneration derselben, sondern zunächst mit der Selbstamputation des ganzen noch übrigen Beins in der »Sutur«, und erst von dieser aus erfolgt dann die Regeneration des ganzen Beins. Bei den Gespenst-Heuschrecken ist es ähnlich, nur mit dem Unterschied, dass hier von drei Stellen aus Regeneration möglich ist, von den Tarsen aus, von dem untern Drittel der Tibia aus, und schliesslich von der Sutur zwischen Femur und Trochanter aus. Es liegt also hier eine Regenerations-Anlage an der Basis der Tarsalglieder, eine andere in der Tibia, und eine dritte in der »Sutur«, und die erste wird nach unserer Ausdrucksweise ausgerüstet sein müssen mit den Determinanten für die fünf Tarsalglieder

die zweite auch noch mit denjenigen für das Unterende der Tibia, und die dritte mit allen Determinanten des ganzen Beins von der »Sutur« an.

Jedenfalls hängt hier die Regeneration an bestimmt lokalisirten Gewebeparthien, und ist keine allgemeine Eigenschaft sämmtlicher Zellen des Beins, und da sie zugleich einer offenkundigen Anpassung — der Autotomie — parallel geht, so kann kein Zweifel sein, dass auch sie selbst unter der Herrschaft des Selektionsprinzips steht, dass sie nicht nur verstärkt, sondern dass sie auch an bestimmten Stellen konzentrirt, von anderen entfernt werden kann. Das aber ist nur möglich, wenn sie an materielle Theilchen gebunden ist, die in einem Gewebe dasein oder auch fehlen können, die also eine Zugabe sind zu den gewöhnlichen wesentlichen Bestandtheilen der lebendigen Zellen, nicht aber selbst schon zum Wesentlichen gehören.

Ich könnte noch manche Beispiele von Lokalisation des Regenerationsvermögens anführen, will mich aber auf noch eines beschränken, das mir besonders deshalb lehrreich zu sein scheint, weil es zuerst als ein Hinweis auf die Existenz eines zweckthätigen Prinzips im Organismus gedeutet wurde, einer Kraft, die stets das Nützliche schafft. Ich meine die Regeneration der Linse bei Tritonlarven.

G. Wolff, ein hartnäckiger Gegner der Selektionstheorie, suchte dieselbe Aufgabe zu lösen, welche ich mir mit meinen Regenerations-Versuchen an inneren Organen von Tritonen gestellt hatte, d. h. er suchte die Frage zu beantworten, ob denn Organe, die niemals einer Verletzung oder gar einer gänzlichen Beseitigung im Naturleben ausgesetzt sind, die also durch Selektionsprozesse nach dieser Richtung hin nicht beeinflusst sein können, dennoch regenerationsfähig sind. Er exstirpirte die Linse im Auge von Tritonlarven, sah sie nach kurzer Zeit sich wieder neu bilden, und schloss daraus, dass hier »eine neue, zum ersten Mal auftretende Zweckmässigkeit« vorliege, dass folglich im Organismus zweckthätige Kräfte walten müssten. Die bisherige Lehre vom mechanischen Zustandekommen der Erscheinungen des Lebens schien Manchen dadurch erschüttert zu sein, und die Proklamirung der alten »Lebenskraft« schien bevorzustehen. In der That! wenn wirklich der Körper im Stande wäre, auch solche Theile, die im Naturzustand niemals verletzt werden, nach künstlicher Verletzung wieder zu ersetzen, und zwar in der schönsten und zweckmässigsten Weise, dann bliebe Nichts übrig, als mindestens doch das Regenerationsvermögen für eine Grundkraft der lebenden

Wesen zu halten, und sich vorzustellen, dass der Organismus ähnlich einem Krystall sich stets wieder ergänzt, wenn er irgendwo verletzt wurde. Es fragt sich nur, ob dem so ist!

Was gerade die Regeneration der Linse besonders überraschend erscheinen lässt, ist der Umstand, dass sie sich im fertigen Thier in anderer Weise, d. h. aus anderem Zellenmaterial bilden muss, als beim Embryo. Dort entsteht sie durch Wucherung und Einstülpung der Epidermisschicht in die sog. »primäre« Augenblase, eine Bildungsweise, die sich unter den veränderten Verhältnissen im fertigen Thier nicht noch einmal wiederholen kann. Die Wiederherstellung des Organs erfolgt denn auch auf anderem Wege, und wenn in der That der Organismus im Stande wäre, gleich beim ersten Fall, in dem dasselbe entfernt wurde, in so vollendet zweckmässiger Weise zu reagiren, und gewisse Zellen des Auges, die bisher ganz Anderes zu thun gewohnt waren, so gut zu inspiriren, dass sie sich zu einer neuen Linse von tadelloser Schönheit und Durchsichtigkeit zusammenfügten, dann könnten wir ja wirklich fast an unseren bisherigen Vorstellungen irre werden und in den Glauben an einen Spiritus rector des Organismus zurückfallen.

Nun ist aber die Linse in dem angeführten Experiment gar nicht zum ersten Mal entfernt worden. Gewiss sind zwar die Tritonen in ihren Tümpeln einer Staaroperation nicht ausgesetzt, aber daraus folgt nicht, dass ihre Linse nicht dennoch verletzt werden und deshalb auf Regeneration eingerichtet sein könne. Sie kann mit anderen Theilen des Auges zusammen von Wasserkäfern oder anderen Feinden der Tritonen herausgebissen werden, und wir wissen schon seit BONNET und BLUMENBACH (1781), dass das Auge dieser Thiere sich wieder herstellt, wenn man es herausschneidet, vorausgesetzt, dass ein kleiner Rest des Bulbus zurückblieb. Wird auch dieser entfernt, dann hört die Möglichkeit der Regeneration auf. Es bestand also schon vor der ersten künstlichen Linsen-Extraktion ein Regenerations-Mechanismus, durch den das Auge sammt Linse wieder hergestellt wird, und dieser beruht auf den Eigenschaften der Zellen des Auges selbst — er ist also lokalisirt im Auge, und ohne ein Stück des Augengewebes tritt keine Regeneration ein. Ist es nun da so wunderbar und absonderlich, dass die Linse sich wieder neu bildet, auch wenn sie allein ohne das übrige Auge künstlich entfernt wird? Der Mechanismus für ihre Bildung ist einmal da und tritt in Thätigkeit, mag sie allein oder mit anderen Theilen des Auges entfernt worden sein. Einer zweck-

thätigen Kraft bedürfen wir dabei nicht, wohl aber werden wir fragen, wo denn der sich kundgebende Regenerations-Mechanismus liege.

Darauf gibt nun eine ausführliche experimentelle Arbeit definitive Antwort, welche FISCHEL kürzlich publizirt hat. Sie bestätigt, was schon G. WOLFF gefunden hatte, dass die Substanz der neuen Linse sich aus den Zellen bildet, welche die hintere Fläche der Regenbogenhaut bekleiden, d. h. aus Zellen der Retinaschicht des Auges. Zuerst beginnt der Rand der Pupille auf den Reiz der Verletzung (Extraktion der Linse) zu reagiren; seine Zellen vergrössern sich, werden hell, während sie vorher mit schwarzem Pigment erfüllt waren,

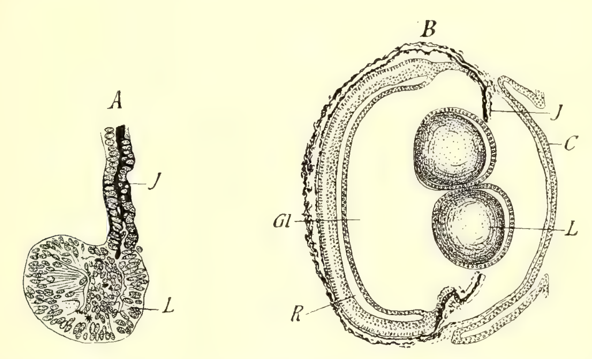


Fig. 99. Regeneration der Linse beim Triton-Auge. *A* Schnitt durch die Iris (*J*), von deren Rand und hinterer (retinaler) Fläche aus sich die Anlage zu einer neuen Linse (*L*) nach künstlicher Entfernung der alten gebildet hat (*L*). *B* Schnitt durch das Auge nach doppelter Regeneration der Linse (*L*) von zwei Stellen der Iris aus, *Gl* Glaskörper, *J* Iris, *C* Cornea, *R* Retina nach FISCHEL.

und wuchern schliesslich. Sie bilden so ein Zellen-Bläschen (Fig. 99, *A*, *L*) ähnlich dem Ektoderm-Bläschen, aus welchem im Embryo die Linse entsteht, und in dieses wachsen nun die erwähnten Retina-Zellen von der Hinterwand der Iris ein, strecken und ordnen sich, und bilden die sog. »Linsenfasern«, auf deren Gestalt, Zusammenordnung und Durchsichtigkeit die Funktion der Linse beruht. Das ist ja wundersam genug, aber doch nicht wundersamer, als wenn ein ganzer neuer Fuss aus dem abgeschnittenen Stumpf des Tritonbeines hervorwächst, oder das ganze Auge aus einem stehen gebliebenen Rest desselben. Wir kennen eben auch hier wieder nicht die Vorgänge, welche die Ordnung der Zellen und ihre oft so verschiedenartige lokal bedingte Differenzirung verursachen, kurz nicht das Wesen der Regeneration. Wir können aber einstweilen wenigstens fest-

zustellen suchen, an welche Zellengruppen die Regeneration im einzelnen Fall gebunden ist, wo also die materiellen Theilchen, die »Determinanten« von der Natur deponirt sind, welche die Regeneration bedingen.

Das kann nun hier nicht zweifelhaft sein: es sind nur die Zellen an der Hinterwand und dem Rande der Iris. Auch ist es keineswegs das Fehlen der Linse, welches ihren Ersatz nach der Operation hervorruft, wie es sein müsste, wenn eine zweckthätige Kraft waltete. Wird die Linse nicht extrahirt, sondern blos in den Glaskörper zurückgedrängt, so bildet sich doch eine neue Linse von dem gereizten Pupillarrand aus, und wenn man diesen Rand bei der Linsen-Extraktion zufällig an zwei gegenüberliegenden Stellen gereizt hat, so bilden sich zwei kleine neue Linsen (Fig. 99, *B*). Ja es können mehrere an verschiedenen Stellen der hinteren Iriswand sich zu bilden beginnen, wenn sie auch nicht zu voller Ausbildung gelangen; mechanische Reizung irgend einer Stelle dieser Zellenschicht wird von ihr mit Linsenbildung beantwortet. Damit ist denn der »mystische Nimbus«, der uns eine neue Lebenskraft vorzuspiegeln begann, die stets das Zweckmässige schafft, beseitigt. Wir haben eine Anpassung vor uns an die Verletzbarkeit des Tritonen-Auges, welche, wie alle Anpassungen nur relativ vollkommen ist, indem sie nur unter den gewöhnlichen Bedingungen der Augenverletzung eine brauchbare Linse liefert, unter ungewöhnlichen aber unzweckmässige Gebilde. Es ist genau Dasselbe, wie bei den Instinkten der Thiere, die alle nur auf die gewöhnlichen Lebensbedingungen »berechnet« sind, und die ungewöhnlichen Bedingungen gegenüber höchst unzweckmässig wirken. Der Ameisenlöwe hat den Instinkt, rückwärts sich bis an den Kopf in den Sand einzubohren, und er macht dieselbe rückwärts drängende Bewegung, wenn man ihn auf eine Glasplatte setzt, die er doch mit seiner Hinterleibspitze nicht eindrücken kann. Ganz ähnlich führt die Maulwurfsgrylle die gewohnte grabende Bewegung mit den Vorderbeinen auch auf einer Glasplatte aus. Die Mauerbiene deckelt die Zelle ihres Stockes zu, nachdem sie ein Ei hineingelegt hat, auch wenn man ihr dieses Ei vorher herausnahm, oder wenn man unten an die Zelle ein Loch machte, so dass der Honig, welcher der aus dem Ei kriechenden Larve zur Nahrung dienen sollte, ausläuft (FAVRE). Ihr Instinkt ist nur auf die einmalige Füllung der Zelle mit Honig, und nur auf die einmalige Ablegung eines Eies in dieselbe berechnet, weil im Naturleben solche Störungen, wie wir sie künstlich setzen können,

nicht oder fast nicht vorkommen. Solcher Thatsachen gibt es unzählige, denn jeder Instinkt und jede Anpassung können unter Umständen irren und zweckwidrig werden.

Das sollten Diejenigen ein Wenig überdenken, welche immer noch die Selektionslehre bekämpfen, denn darin liegt einer der stärksten Belege für ihre Richtigkeit. Nur auf die Majorität der Fälle hin können Anpassungen entstehen, denn Abänderungen, die nur in einem Einzelfall nützlich sind, müssen dem Prinzip nach wieder verschwinden. Anpassung bedeutet immer nur die Feststellung des im Durchschnitt der Fälle Zweckmässigsten.

Deshalb ist auch die unzweckmässige Reaktion des Irisrandes auf künstliche Doppelreizung ein Beleg für die Auffassung der Regeneration als einer Anpassungserscheinung; wäre sie der Ausfluss einer zweckthätigen Kraft, so könnte sie nie zweckwidrig ausfallen; wäre sie aber auch nur die Wirkung einer allgemeinen und primären Kraft der Organismen, so müsste sie dem nahe verwandten Frosch ebenfalls eigen sein. Bei diesem aber beantwortet zwar auch der Irisrand die Extraktion der Linse mit säckchenförmiger Wucherung seiner Zellen, allein es bildet sich daraus keine regelmässige glashelle Linse, sondern nur ein opacer, das Sehen gänzlich beeinträchtigender Zellen-Klumpen. Es scheint, dass der Frosch das Vermögen seiner Vorfahren, die Linse zu erneuen, nicht mehr bedarf.

XXI. Vortrag.

Regeneration, Fortsetzung.

Meine Herren! Wir haben mancherlei Formen der Regeneration als Anpassungen erkennen gelernt; fragen wir nun auch, wie denn wohl solche Regenerations-Anpassungen entstehen, so ist das eine im Allgemeinen schon schwierige, im speziellen Fall aber oft eine zur Zeit unlösbare Frage. In dem zuletzt besprochenen Fall der Linsenregeneration beim Triton z. B. müssten wir mit unseren Hypothesen bis zur Zeit der Urwirbelthiere mit unpaarem Stirnauge zurückgreifen, denn die Linse des paarigen Wirbelthierauges entsteht embryonal nicht aus Retinazellen, sondern stets aus dem Cornea-Epithel, von den Säugern an bis hinab zu den niedersten Fischen, wie die umfassenden Untersuchungen Rabl's erst kürzlich gezeigt haben. Das unpaare Stirnauge der Reptilien allerdings bildet seine Linse aus Zellen der Retinaschicht, ob aber ein genetischer Zusammenhang zwischen ihm und den paarigen Augen denkbar ist, wird schwer festzustellen sein, und wir müssen für jetzt darauf verzichten, eine Hypothese über die Enstehung der wunderbaren Fähigkeit der Retinazellen auszudenken, sich in Linsenfasern umzubilden.

In welcher Weise aber die Entstehung und Anpassung des Regenerationsvermögens im Allgemeinen gedacht werden kann, lässt sich eher sagen.

Wir sahen, dass die Fähigkeit, einen Theil zu regeneriren lokalisirt sein kann, sie kommt also dann nicht allen, sondern nur gewissen Zellen des Körpers zu, und es fragt sich also, wie und auf

welchem Wege sie ihnen zuertheilt werden konnte. Die Fähigkeit beruht auf dem Besitze einer Regenerations-Anlage, und diese wieder besteht nach unserer Ausdrucksweise aus einem bestimmten Complex von Determinanten, und da Determinanten Produkte einer Entwicklung, also geschichtlich entstandene Lebenseinheiten sind, so können sie bei einer Art nicht plötzlich irgendwo neu entstehen, sondern sie müssen sich von der einzigen Niederlage herleiten — direkt oder indirekt — welche bei jeder Art den Ausgangspunkt des Individuums bildet — bei Metazoen also von dem Keimplasma des Eies. Von ihm muss der Determinanten-Complex jeder Regenerations-Anlage in letzter Instanz sich herleiten.

Dies nun könnte etwa so gedacht werden, dass alle Determinanten des Keimplasmas variiren, langsamer, aber auch schneller wachsen und unter Umständen verdoppelt werden können. So entstehen gewissermassen »überschüssige« Determinanten, solche, welche für den primären Aufbau des Körpers aus dem Ei keine Verwendung mehr finden, und nun in inaktivem Zustand in den Kernen bestimmter Zellen verharren, bereit, unter gewissen Umständen aktiv zu werden, und den Theil, welchen sie bestimmen, von Neuem hervorzubringen. Solche Regenerations-Idioplasmen werden zunächst in den jüngeren Zellen des Determinaten-Organs zu liegen kommen, aber es ist auch denkbar, dass sie unter dem Einfluss der Selektion allmälig in andere, weiter rückwärts in der Ontogenese gelegene Zellen verschoben werden, oder, dass sie umgekehrt nicht mehr so weit nach aussen in der Ontogenese vorgeschoben werden, so z. B. dass die Regenerationsanlage für die Finger eines Triton nicht nur den Zellen der Hand, sondern schon denjenigen des Vorder-, ja des Oberarms beigegeben werden.

Alle solche Abspaltungen von Determinanten-Gruppen können nicht — wie man vielleicht denken möchte — erst an der Peripherie, in dem Organ selbst während seiner Entstehung erfolgt sein, sondern sie müssen schon im Keimplasma der Eizelle stattfinden, anderenfalls könnten sie nicht erblich sein, und durch Selektionsvorgänge nicht geleitet und modifizirt werden, was doch der Fall ist, wie gleich näher gezeigt werden soll.

Ich habe früher schon darauf hingewiesen, welch wichtige Rolle bei der Regeneration die Auslösungen spielen, und zwar nicht blos extrabiontische Reize, wie die Schwerkraft, sondern vor Allem intrabiontische Reize, d. h. die Einwirkungen, welche die übrigen Theile des Thiers auf die in Regenerations-Arbeit befindlichen Theile in

geheimnissvoller Weise ausüben. Es ist ein grosses Verdienst der neuen Richtung in der Entwicklungslehre, die Bedeutung solcher interner Einflüsse nachgewiesen zu haben. Wenn wir nun auch noch weit davon entfernt sind, dieselben in ihrer Wirkungsweise näher bestimmen zu können, so dürfen wir doch soviel sagen, dass es wesentlich mit von der Art und der Ausdehnung des Verlustes abhängt, welche Theile von den die Regenerations-Arbeit leistenden Zellen hervorgebracht werden, ja von der Lage und Richtung der Wundfläche, von welcher die Regeneration ausgeht. Die für uns noch

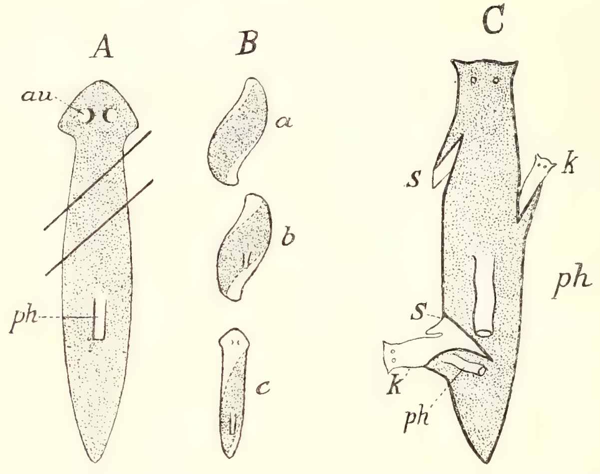


Fig. 100. Zur Regeneration der Planarien. *A* Ein Thier durch Schrägschnitte in drei Stücke getheilt. *B* Die Stücke in Regeneration befindlich. *C* Ein Thier durch verschiedene schräge Einschnitte in den Rand des Körpers zur Neubildung von Köpfen (*k*) und Schwänzen (*s*), sowie eines neuen Pharynx (*ph*) veranlasst. *A* und *B* nach MORGAN, *C* nach WALTER VOIGT.

ganz unfassbaren Einwirkungen, welche von den unverletzten Theilen des Thiers auf die regenerirende Stelle ausgeübt werden, bilden die auslösenden Reize, welche die einen oder die anderen der im Regenerations-Plasma enthaltenen Determinanten zur Thätigkeit auslösen.

Durch höchst interessante Versuche hat WALTER VOIGT gezeigt, dass man bei Planarien nicht nur dadurch die Bildung eines neuen Kopfes hervorrufen kann, dass man denselben abschneidet, wo dann von derselben Schnittfläche am Vorderstück ein Schwanz, am Hinterstück aber ein Kopf hervorwächst (Fig. 97.), sondern dass man an dem unversehrten, d. h. noch mit Schwanz und Kopf versehenen

Thier nach Willkür an irgend einer Stelle des Körperrandes entweder einen zweiten Schwanz oder einen zweiten Kopf oder auch Beides zugleich hervorrufen kann, je nach der Richtung, die man dem Schnitt gibt. Schneidet man den Rand des Thieres schräg nach vorn ein (Fig. 100 *C*), so entsteht ein überzähliger Schwanz (*s*), schneidet man ihn schräg nach hinten ein, so entsteht ein überzähliger Kopf (*k*), und man kann auf diese Weise mehrere Schwänze und mehrere Köpfe an demselben Thier hervorrufen. Es hängt also offenbar von dem Aufeinanderwirken zunächst der Zellen der Schnittfläche, gewiss aber auch der tiefer liegenden Zellen ab, welche Determinanten in Aktion treten, die des Kopfes, oder die des Schwanzes, aber beide müssen an jeder Stelle des Schnittes vorhanden sein. Wie tief unter die Schnittfläche hinein die Zellen an dieser Bestimmung theilnehmen, lässt sich nicht ausmachen, dass sie aber nicht, wie man öfters gemeint hat, durch Zusammenwirken aller Theile des Thiers zu Stande kommt, ist für diesen Fall wenigstens klar, da das Thier ja seinen alten Kopf und Schwanz noch besitzt. Jedenfalls beweisen auch diese überzählig hervorgerufenen Köpfe und Schwänze wieder, dass es sich hier nicht um die Äusserungen eines zweckthätigen Prinzips, eines Spiritus rector oder einer Lebenskraft handelt, die stets das Gute schafft, vielmehr um ein rein mechanisches Geschehen, welches unabhängig von Nützlich und Schädlich abläuft, so wie es eben nach dem einmal gegebenen Regenerations-Mechanismus und dem im speziellen Fall gesetzten Reiz ablaufen muss. Gewiss sind die überzähligen Schwänze und Köpfe nicht zweckmässig; aber Wer wollte auch eine zweckmässige Reaktion des Thieres hier erwarten, da doch derartige Schnitte, wie wir sie künstlich in das Thier machen, und künstlich offen halten müssen, soll anders die Missbildung entstehen, im Naturzustand kaum vorkommen, und wenn sie vorkämen, rasch wieder verheilen würden. Anpassungen können eben nur da sich bilden, wo sie in einer Majorität von Fällen zur Anwendung kommen, und nützlich, d. h. Art-erhaltend wirken können. Die Zweckmässigkeit der Organismen ist eine blinde, sie sieht nicht den einzelnen Fall, sie berücksichtigt nur die Massenfälle, und handelt, wie sie muss, nachdem einmal der Mechanismus dafür sich ausgebildet hat. Es verhält sich hier genau wie bei den »irrenden« Instinkten, deren Entstehung durch Selektion gerade eben dadurch besiegelt wird, dass sie uns den Instinkt als reinen Mechanismus erkennen lassen, nicht als den Ausfluss zweckthätiger Kräfte.

Bei den Regenerationen der Planarien werden wir uns das Regenerations-Idioplasma als den vollen Complex sämmtlicher Determinanten der drei Keimblätter vorstellen, zu denen vermuthlich auch noch Zellen mit dem ganzen Keimplasma dazukommen zur Herstellung der Keimzellen. Wenn aber der abgeschnittene Schwanz des Triton sich regenerirt, oder das Bein desselben, oder der Arm eines Seesterns oder der Schnabel eines Vogels, so haben wir keinen Grund, in den Zellen, von welchen die Regeneration ausgeht, das ganze Keimplasma vorauszusetzen, da die Determinanten der ersetzbaren Theile zur Erklärung genügen. Wir müssen sogar bestreiten, dass das ganze Keimplasma hier vorhanden sei, weil das Regenerations-Vermögen der betreffenden Zellen thatsächlich nicht mehr ein allgemeines ist, sondern ein auf die Reproduktion bestimmter Theile eingeschränktes. Das zeigt sich schon darin, dass selbst beim Seestern, dessen hohes Regenerations-Vermögen bekannt ist, zwar wohl die Scheibe des Körpers neue Arme hervorzubringen vermag[1], nicht aber ein abgeschnittener Arm, dem kein Stück der Scheibe anhaftet, diese Letztere. Der Arm enthält also in seinen Zellen den Determinanten-Complex der Scheibe nicht, wohl aber die Scheibe den des Armes. Darüber, dass der abgeschnittene Schwanz des Salamanders nicht den ganzen Salamander wieder hervorbringt, wundert man sich nicht, allein es kann seinen Grund doch nur darin haben, dass hier die Triebkräfte zur Regeneration des ganzen Thieres fehlen, dass also die Schnittfläche nur die Determinanten des Schwanzes enthält, nicht volles Keimplasma. Man könnte ja hier einwerfen, dass das Schwanzstück zu klein sei, um dem ganzen Körper den Ursprung zu geben, aber bei Planaria sind es zunächst auch nur sehr diminutive Köpfe und Schwänze, die von den künstlichen Einschnitten aus hervorwachsen, und ebenso ist es bei Seesternen, denen man nur einen Arm und nur ein kleines Stück der Scheibe gelassen hat. Sie treiben trotz der geringen Masse lebender Substanz, die ihnen zur Verfügung steht, und trotzdem sie zunächst keine Nahrung zu sich nehmen können, doch mehrere winzig kleine neue Arme (Fig. 101),

---

[1] Ich sehe nachträglich, dass über diesen Fall widersprechende Angaben vorliegen. Möglicherweise beruhen dieselben auf verschiedenem Verhalten verschiedener Arten und dieses auf verschiedener Häufigkeit der Verstümmelung. Seesterne, die am Strand zwischen den Felsen leben, z. B. auf den rollenden Steinen eines Hafendamms, werden sehr häufig verstümmelt; an gewissen Stellen findet man selten ein Exemplar ohne Spuren früherer Verletzungen. H. D. KING zählte unter 1914 Exemplaren von Asterias vulgaris 206 in Regeneration befindliche, also 10,76 %. Bei Seesternen der Tiefe kommt diese Verletzungs-Ursache in Wegfall.

schliessen die Körpertheile wieder nach aussen ab und fangen nach Neubildung von Mund und Magen nun an, sich von Neuem zu ernähren, worauf dann auch die neuen Arme wieder zur alten Grösse heranwachsen.

Wir müssen also annehmen, dass in vielen Fällen die Regenerations-Anlage in Zellen besteht, welche nur einen bestimmten Complex von Determinanten als inaktives Regenerations-Idioplasma enthalten, so z. B. gewisse Zellen des Schwanzes vom Triton die Determinanten des Schwanzes, gewisse Zellen des Beines vom Triton die Determinanten des Beines u. s. w. In manchen Fällen können wir Genaueres aussagen und bestimmen, von welchen Zellen die Nervencentren, von welchen anderen die Muskeln, von welchen der fehlende Abschnitt des Darmes gebildet wird, wie dies kürzlich noch Franz von Wagner an dem so ausserordentlich regenerationsfähigen Wurm, Lumbriculus, gezeigt hat. Wir werden dann jeder der betreffenden Zellen nur den betreffenden Determinanten-Komplex als Regenerations-Idioplasma zuertheilen dürfen.

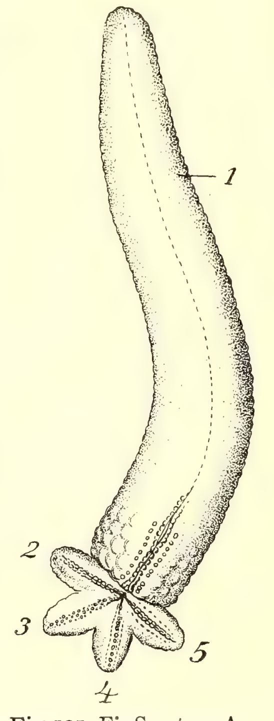


Fig. 101. Ein Seestern-Arm, der vier neue Arme getrieben hat; sog. »Kometenform«. Nach Häckel.

Ich will hier nicht weiter ins Einzelne gehen, möchten Ihnen aber noch zeigen, dass wirklich — wie ich es vorhin bei der Entstehung der Regenerationsfähigkeit eines Theils annahm — die Wurzel des Regenerations-Idioplasmas im Keimplasma liegt, dass es dort als eine selbstständige Determinantengruppe vorhanden sein, und wie jede andere Körper-Anlage von Generation zu Generation weitergegeben werden muss. Dies ist aus dem Grund eine nothwendige Annahme, weil, wie schon angedeutet wurde, das Regenerationsvermögen erblich und erblich variabel ist, also aus demselben Grunde, in welchem die ganze Determinantenlehre wurzelt. Die Regenerations-Determinanten müssen als solche schon im Keimplasma enthalten sein, sonst könnte nicht eine doppelte phyletische Entwicklung eingetreten sein bei manchen Theilen, wie sie thatsächlich eingetreten ist. Der Schwanz der Eidechse ist auf Autotomie ein-

gerichtet, er bricht ab, wenn er an der Spitze festgehalten wird und zwar beruht dies auf einer besonderen Anpassung der Wirbelkörper, die vom siebenten an in einer bestimmten Ebene brüchig sind. Das ist also eine sehr zweckmässige Anpassung an die Verfolgung durch Feinde. Der gepackte Schwanz bleibt dem Verfolger, das Thier selbst rennt davon, und der Schwanz wächst wieder. Nun erfolgt aber diese Regeneration nicht genau in derselben Weise, wie beim Embryo; es bilden sich keine neuen Wirbel, sondern nur ein »Knorpelrohr«, also eine Neubildung, ein Ersatz für die Wirbelsäule und auch das Rückenmark mit seinen Nerven entsteht nicht wieder und die Beschuppung wird eine etwas andere.

Besonders dieser letzte Punkt deutet darauf hin, dass die Determinanten der Regenerations-Anlage ihren eigenen phylogenetischen Weg gehen können, denn diese Beschuppung des regenerirten Schwanzes ist eine atavistische, d. h. sie entspricht einem älteren Beschuppungs-Modus der Saurier. Ähnlicher Fälle kennen wir heute schon eine ganze Anzahl. Es kommt nicht selten vor, dass abgeschnittene Theile sich zwar regeneriren, aber nicht in der modernen heutigen Form, sondern in einer — aller Wahrscheinlichkeit nach — phyletisch älteren Form. So regeneriren sich die Beine verschiedener Gradflügler, der Schaben und Gespenstheuschrecken zwar ganz gut, aber mit einem nur aus vier statt aus fünf Gliedern zusammengesetzten Tarsus[1]; so regeneriren sich die langfingerigen Scheeren einer Garneele (Atyoida Potimirim) durch den älteren kurzfingerigen Typus der Scheerenhand, so wächst dem Axolotl statt der abgeschnittenen vierfingerigen Hand eine atavistische fünffingerige hervor.

Der letzte Fall zeigt, dass es sich dabei nicht etwa um eine geringere Wachsthumskraft der Regeneration handelt, denn hier wird mehr regenerirt, als vorher da war. Es bleibt Nichts übrig, als die Annahme, dass die Regenerations-Determinanten auf einem älteren phyletischen Stadium stehen geblieben sind, während die die Embryogenese leitenden Determinanten sich verändert, phyletisch weiterentwickelt, resp. zurückgebildet haben. Es lässt sich auch theoretisch gut verstehen, dass die Regenerationsanlage sich

[1] Neue, speziell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen von R. Godelmann haben ergeben, dass »in den weitaus meisten Fällen die regenerirten Beine« einer Phasmide (Bacillus Rossii) einen viergliederigen Typus aufweisen; es kommt aber auch die Regeneration von fünf Gliedern vor, jedoch nur nach Autotomie und nur in 7 von 50 Fällen. (Archiv f. Entwicklungsmechanik Bd. XII, Heft 2 v. 2. Juli 1901.) Die Regenerations-Anlage scheint also bei dieser Art in langsamem Vorschreiten zum fünfgliederigen Typus begriffen zu sein.

phyletisch viel langsamer verändern muss, als die auf dem gewöhnlichen Weg gebildeten Theile und ihre Determinanten, besteht doch Natur-Züchtung in einer Auslese des Passendsten und die Schnelligkeit, mit welcher ihr Ziel, die Abänderung erreicht wird, hängt, ceteris paribus, davon ab, wie viele Individuen der Art zur Auslesung gelangen in Bezug auf den abzuändernden Theil. Wenn bei einer Art von einer Million gleichzeitig lebender Individuen neun Zehntel durch Zufall zu Grunde gehen, so bleiben nur 100,000 übrig zur Auslese der Eintausend, von denen wir annehmen wollen, sie bildeten den Normalbestand der Art. Je mehr unter diesen 100,000 die nützliche Abänderung besitzen, ein um so höherer Prozentsatz der normaliter überlebenden Eintausend wird dieselbe besitzen und um so rascher wird die nützliche Abänderung sich steigern. Wenn es sich nun um die Abänderung einer Regenerationsanlage handelt, so wird die Auslese der nützlichen Abänderungen derselben nicht unter allen 100,000 Individuen stattfinden, welche der Zufall verschont hat, sondern nur unter Denjenigen von ihnen, welche die betreffende Gliedmasse durch einen Unfall verlieren und somit in der Lage sind, sie besser oder schlechter regeneriren zu müssen. Nehmen wir an, das geschähe bei zehn Prozent von ihnen, so würde die Auslese für Verbesserung des Regenerationsapparates nur aus 1000 Individuen bestehen, somit also der Umwandlungsprozess der Regenerationsanlage sehr viel langsamer vorrücken, als der der Gliedmasse selbst.

Ich sehe nicht, wie die Gegner der Keimplasmatheorie diesen Thatsachen irgendwie gerecht werden könnten, denn die Anrufung äusserer Einflüsse versagt hier gänzlich, und die von inneren auslösenden Reize reicht nicht aus, da dieselben zwar nach dem Abschneiden eines Theils andere sind, als bei der normalen Entstehung desselben, aber doch jedenfalls auch andere, als bei der normalen Entstehung der Gliedmassen der Vorfahren; die viergliederigen Tarsen der Vorfahren unserer Schaben sind nicht auf Amputation hin entstanden. Wir werden deshalb nicht umhin können, die Vorgänge der Regeneration auf besondere »Regenerations-Determinanten« zu beziehen, welche im Keimplasma schon enthalten sind, und in der Ontogenese mit den übrigen Determinanten von Zelltheilung zu Zelltheilung weitergegeben werden, um schliesslich in die Zellen zu gelangen, welche auf den auslösenden Reiz der Verletzung mit Regeneration antworten sollen. Da diese Determinanten, wie gezeigt wurde, häufig nur einer sehr schwachen Einwirkung von Selektions-

prozessen unterworfen sein können, so werden sie vielfach in der phyletischen Entwicklung zurückbleiben, und einem Vorfahrentypus des betreffenden Theils angehören, oft auch lange Zeit auf diesem Vorfahrentypus verharren, immer aber sich langsamer neuen Erfordernissen anpassen, als die auf normalem Wege entstehenden Theile und die sie im Keim vertretenden Determinanten. Aber sie können verändert werden, und zwar erblich und unabhängig von der Struktur der normalen Theile. Sie gehen somit ihre eigenen phyletischen Entwicklungswege, und diese eine Thatsache genügt, um der Keimplasmatheorie den Vorzug vor allen anderen zu sichern, die bisher hervorgetreten sind. Keine davon hat auch nur den Versuch einer Erklärung dieser Thatsache gewagt, man hat sich vielmehr darauf beschränkt, dieselbe anzuzweifeln. Das geht aber höchstens in Bezug auf die Auslegung der als atavistisch gedeuteten Regenerationen, durchaus aber nicht in Bezug auf progressive Abänderungen des regenerirten Theils, wie sie am Eidechsenschwanz von LEYDIG und FRAISSE festgestellt sind. Man mag bezweifeln, dass die ältesten Insekten nur vier Tarsen gehabt haben, aber man hat kein Recht, die cänogenetische Abweichung des regenerirten Eidechsenschwanzes zu bezweifeln.

Ich habe das Regenerationsvermögen als ein sekundäres, erworbenes, nicht als ein primäres Vermögen aller lebenden Substanz bezeichnet und möchte dies noch in einer anderen Weise begründen, als es schon geschehen ist.

Gehen wir auf die denkbar niedersten Organismen zurück, wie sie den Anfang des Lebens auf unserer Erde gebildet haben müssen, so brauchen diese keine besondere Regenerationskraft besessen zu haben, weil für Wesen ohne Differenzirung der Theile Wachsthum gleichbedeutend ist mit Regeneration. Wachsthum aber fliesst unmittelbar aus einer der Grundeigenschaften der lebenden Substanz, aus der Fähigkeit der Assimilation. Diese kann nicht eine Anpassungserscheinung, noch durch Selektion entstanden sein, weil Selektion die Fortpflanzung voraussetzt, Fortpflanzung aber nur eine periodizirte Form des Wachsthums ist; Wachsthum aber folgt direkt aus Assimilation. Die Grundeigenschaften der lebenden Substanz, vor Allem die den Stoffwechsel bedingende Dissimilation und Assimilation müssen also sofort bei der ersten Entstehung lebender Substanz dagewesen sein und auf der eigenthümlichen chemisch-physikalischen Zusammensetzung derselben beruhen. Regenerationsvermögen aber konnte erst dann erworben werden, als die Lebewesen ungleich differenzirt

wurden, so dass nicht mehr jeder Theil dem anderen und dem Ganzen gleich war. Sobald diese Stufe erreicht war, musste Regenerationsvermögen sich ausbilden, falls überhaupt Vermehrung noch weiterhin stattfinden sollte. Denn wenn nicht mehr jedes Stück durch einfaches Wachsen wieder zum Ganzen werden konnte, so musste eine Einrichtung getroffen werden, durch welche jedem Stück das, was ihm zum Ganzen fehlte, als Anlage beigegeben wurde. Die ersten Anfänge dieser Anpassung kennen wir nicht, in ihrer weiteren Ausbildung aber tritt sie uns als »Kernsubstanz« eingeschlossen im Kern der Zelle entgegen und findet sich bekanntlich schon bei allen Einzelligen. Dass der Kern dort der Regeneration vorsteht in dem Sinn, dass ohne ein Stück von ihm der Zellkörper allein nicht fähig ist, sich zu ergänzen, haben wir früher schon gesehen und die Auslegung dieser Thatsache schien mir immer nur die sein zu können, dass hier unsichtbar kleine lebende Theilchen behufs Regeneration des verletzten Thieres aus dem Kern austreten und nach uns noch unbekannten Gesetzen und Kräften die Bildung der fehlenden Theile hervorrufen. Wohl hat Loeb in neuester Zeit den Kern als das Oxydationsorgan der Zelle in Anspruch genommen; sollte er aber auch damit im Recht sein, so würde das doch nicht ausschliessen, dass der Kern zugleich und in erster Linie ein Depot der materiellen Träger der Anlagen einer Art sei; und er muss uns als solcher gelten, wenn wir die Erscheinungen der Amphimixis in ihrer Doppelgestalt als Conjugation und als Befruchtung uns vergegenwärtigen und ihre bei den höheren Lebewesen so klaren Folgen: die Vermischung der elterlichen Eigenschaften.

So wäre also in der »Kernsubstanz« der Einzelligen das erste für uns nachweisbare Organ für die Regeneration gegeben und zwar zunächst für die normale Regeneration, wie sie bei jeder Fortpflanzung, z. B. eines Infusoriums stattfindet. Denn wir sahen ja bereits, dass bei der Quertheilung z. B. eines Trompetenthierchens (Stentor) das vordere Theilstück die hintere Hälfte neu bilden muss, das hintere aber die noch viel komplizirtere vordere Hälfte mit Mundfeld und Wimperspirale. Sobald aber die Einrichtung für die normale Fortpflanzung einmal getroffen war, sobald der Kern da war und ein Depot der »Anlagen« enthielt, so folgte die Regenerations-Fähigkeit in exceptionellen Fällen also nach Verletzung, von selbst. Der Mechanismus war einmal gegeben und trat in Funktion, sobald ein Theil des Thieres in Wegfall kam.

In dem ersten Kern haben wir also die Quelle aller Regenerations-

kraft zu sehen, sowohl der Einzelligen als der Vielzelligen. Aber bei der Entstehung der Letzteren trat vielfach gleich zu Anfang oder später eine Einschränkung ein, indem nicht mehr jeder Kern der ganzen Zellenkolonie den vollen Komplex aller »Anlagen« oder Determinanten der Art zugetheilt erhielt, sondern in vielen Fällen nur die Fortpflanzungs-Zelle. Sobald diese sich durch Zelltheilung zum Ganzen zu entwickeln begann, zerlegte sich der Determinanten-Komplex. So entstanden die ersten Zellkolonien, mit zwei Zellenarten, wie wir bei Volvox gesehen haben, den Fortpflanzungszellen mit vollem Regenerations-Depot im Kern und den somatischen Zellen mit beschränktem Regenerations-Depot im Kern, aus dem sie nicht mehr das ganze Wesen, sondern nur sich selbst oder ihres Gleichen herstellen konnten.

Da nun aber viele der niederen Metazoen und Metaphyten von heute das Vermögen der Knospung besitzen, d. h. im Stande sind, nicht blos aus einzelnen Zellen, den Fortpflanzungszellen, mit oder ohne geschlechtlicher Differenzirung ein neues Individuum hervorgehen zu lassen, sondern auch aus anderen Zellengruppen, so müssen auch diese den ganzen Komplex von Anlagen enthalten, welche zur Herstellung eines ganzen Bion gehören und es fragt sich nur, wie dies mit der Differenzirung des vielzelligen Wesens vereinbar ist, dessen verschiedene Zellenarten nach unserer Annahme doch gerade darauf beruhen, dass sie von differenten Determinanten beherrscht werden.

Hier ist nun offenbar nur der eine schon angedeutete Ausweg möglich, dass dies zwar auch bei Arten mit Knospung der Fall ist, dass aber die Beherrschung einer Zelle durch eine spezifische Determinante nicht ausschliesst, dass noch andere Determinanten in ihr enthalten sind, aber in einem Zustand, in dem sie auf die Zelle nicht bestimmend einwirken, d. h. in inaktivem Zustand. So gelangen wir also auch auf diesem Weg wieder zu unserer früheren Annahme einer Beigabe von inaktivem Neben-Idioplasma während der Ontogenese an alle, oder doch an gewisse Zellenfolgen. Dieses wird nur bei Pflanzen volles Keimplasma gewesen sein müssen und bei niederen Pflanzenformen, wie bei Caulerpa unter den Algen, bei Marchantia unter den Lebermoosen wird es nach den Regenerationsversuchen von REINKE und VÖCHTING so ziemlich in allen Zellen der Pflanze anzunehmen sein. Bei den vielzelligen Thieren aber, die sich ja alle aus zwei differenten, mit einem verschiedenen Determinanten-Komplex ausgerüsteten Keimblättern entwickeln, geht auch die Knospung von mindestens zwei verschiedenen Zellenarten aus und wir werden jeder

derselben nur den ihr eigenthümlichen Determinanten-Komplex als Regenerations-Idioplasma zuerkennen dürfen.

Die höheren Pflanzen zeigen uns, dass ein starkes Knospungsvermögen nicht nothwendigerweise auch mit starkem Regenerationsvermögen verbunden sein muss — die histologisch spezialisirten Zellen werden dort eben kein inaktives Keimplasma enthalten, weil sie es nicht brauchen. Bei den Thieren aber verbindet sich das Knospungsvermögen wohl immer mit starker Regenerationskraft, wie vor Allem Polypen und Medusen zeigen und in umgekehrtem Sinn die Rippenquallen (Ctenophoren), welche keine Knospung aufweisen und zugleich nur sehr geringes Regenerationsvermögen, obschon sie kaum eine höhere Organisation besitzen als die übrigen Quallen. Bei den Rippenquallen gibt jede der beiden ersten Furchungszellen, wenn sie künstlich voneinander getrennt werden, nur einen halben Embryo, und wir werden daraus schliessen, dass sie kein, oder doch nur wenig volles Keimplasma in inaktivem Zustand enthalten, jedenfalls nicht in hinreichender Menge, um regenerativ sofort eintreten zu können.

Aber freilich kommt Regenerationsvermögen auch sehr wohl ohne Knospungsvermögen vor, was ja auch der Theorie durchaus nicht widerspricht. Hohes Regenerationsvermögen findet sich, wie wir gesehen haben, bei vielen Thieren, die nur als Personen, nicht als Stöcke auftreten, aber nur bei solchen, die leicht verletzbar sind, und nur in solcher Weise, wie es die Art ihrer Verletzbarkeit bedingt. Bei höheren Metazoen beschränkt sich dann das Vermögen immer mehr und mehr und sinkt bei den Säugern zu einem blossen Wunden-Verschluss herab.

Überblickt man die Annahmen, die wir von der Theorie aus zur Erklärung der Keimzellen-Bildung, der Knospung und der Regeneration machen mussten, so könnte es scheinen, als liege ein Widerspruch darin, wenn einerseits gewissen Zellfolgen volles Keimplasma als inaktives Nebenidioplasma beigegeben wurde, andererseits sehr zahlreichen Zellen, wenigstens bei niederen Metazoen, Knospungs-Idioplasma und wiederum womöglich noch zahlreicheren Regenerations-Idioplasma. Allein einmal fällt Knospungs- und Regenerations-Idioplasma bei niederen Metazoen offenbar zusammen; dasselbe Idioplasma, welches auf uns unbekannte Auslösungen hin von zwei oder drei Keimblättern aus zur Bildung einer Knospe zusammen arbeitet, bewirkt auf den bekannten Reiz der Verletzung hin Regeneration des verstümmelten Theils. Keimzellen aber können bei Metazoen niemals aus partiellem Knospungs- oder Regenerations-

Idioplasma entstehen, weil diese eben kein volles Keimplasma sind, weil sie nur durch Zusammenwirken von zweierlei oder mehrerlei Zellenarten Knospung oder Regeneration des Ganzen hervorbringen können, während Keimzellen immer nur von einer Zelle ihren Ursprung nehmen und niemals durch Verschmelzung von Zellen entstehen. Keimzellen können also nur aus den Zellen der Keimbahn hervorgehen auf keine andere Weise, einerlei ob die Keimbahn ganz im Ektoderm liege, wie bei den Hydromedusen, oder im Entoderm, wie bei den Acalephen und Ctenophoren, oder im Mesoderm, wie bei vielen anderen höheren Thiergruppen. Nur scheinbar gehören diese Zellen einem der Keimblätter an, in Wahrheit sind sie eigenartig, und werden nur in der einen oder anderen Zellenlage weiterbefördert, um sich dann nicht selten, wie bei den Hydromedusen wieder von ihr zu emanzipiren.

Nur bei den Pflanzen müssen wir — wie oben schon gesagt wurde — auch die Knospung von Zellen ausgehen lassen, die volles Keimplasma enthalten, denn hier gibt es keine »Keimblätter« im Sinne der thierischen Entwicklung und die Zellen des Vegetationspunktes müssen mit dem ganzen Keimplasma ausgestattet sein. Die Pflanze ist — ganz ähnlich wie der Hydroidpolypen- und Siphonophorenstock — hauptsächlich dadurch vor dem Absterben durch gewaltsame Einbusse ihrer Personen, der Sprosse geschützt, dass sie fast überall an ihren oberirdischen Theilen Knospen hervorbringen kann, die sich zu neuen Sprossen mit Blättern u. s. w. entwickeln. Das macht die Regenerationsfähigkeit der einzelnen Blätter und Blüthentheile überflüssig; es bedingt aber zugleich, dass eine ungeheure Menge von Zellen über die ganze Fläche der Pflanze verbreitet ist, deren jede unter Umständen zum Ausgangspunkt einer Knospe werden kann, d. h. deren jede das volle Keimplasma in gebundenem Zustand enthält, wie es zur Herstellung einer ganzen Pflanze erforderlich ist.

Wir werden also annehmen müssen, dass bei den höheren stockbildenden Pflanzen Keimplasma in einer sehr grossen Anzahl von Zellen enthalten ist, vielleicht in allen Zellen, die noch nicht histologisch differenzirt sind, zuweilen — wie bei den Begonia-Blättern — auch in solchen. Ich würde mir also vorstellen, dass auch bei der höheren Pflanze die Ontogenese mit einer Zerlegung des Determinanten-Komplexes des Keimplasmas einhergeht, dass diese aber später erst einsetzt, und dass in viel höherem Grade als es bei Thieren von der Individuen-Stufe der Person der Fall ist, Keimplasma in gebundenem

Zustand von den Pflanzenzellen mitgeführt wird. Diesem wäre es zuzuschreiben, dass die Pflanze nicht nur im Stande ist, Verluste an Zweigen und Ästen durch neue Sprosstriebe zu ersetzen, sondern auch dass sie im Stande ist, Stecklinge, d. h. abgelöste Sprosse zu bewurzeln, überhaupt der Situation des Pflanzentheils entsprechende Vervollständigungen hervorzubringen. Auch bei der Ontogenese der Thiere mussten wir annehmen, dass das Aktivwerden der Determinanten einer Auslösung bedarf und dass diese in den Einflüssen gesucht werden muss, welche die Constitution der Zelle auf das in ihr gelegene Idioplasma ausübt, welche Constitution selbst aber wieder beeinflussbar ist von den auf sie wirkenden äusseren Umständen inklusive den Zellkörper selbst. So werden wir auch bei der Pflanze uns vorstellen dürfen, dass das in gebundenem Zustand befindliche Keimplasma zahlreicher Zellen ganz oder auch nur theilweise aktiv wird, je nach den Einflüssen, welche der augenblickliche Zustand dieser Zelle auf dasselbe ausübt; dieser aber wechselt, je nach den äusseren Umständen, je nachdem die Zelle vom Licht getroffen wird, oder unterirdisch liegt, je nachdem die Schwere auf sie einwirkt, die Feuchtigkeit, chemische Stoffe u. s. w.

Man könnte hierauf einwerfen, dass es einfacher sei, überhaupt keine Spaltung des Keimplasmas in Determinanten-Komplexe zur Erklärung der Ontogenese anzunehmen, vielmehr das ganze Keimplasma von Anfang bis Ende der Ontogenese jeder Zelle zu vindiciren und die Unterschiede der Zellen, wie sie den Aufbau der Pflanze und ihre Differenzirung bedingen, lediglich auf die verschiedenen Einflüsse zurückzuführen, welche Zellen von aussen und innen erfahren und welche hier diese dort jene Determinanten in Thätigkeit versetzen. Vielleicht würden sich die Botaniker mit dieser Auffassung leichter befreunden, mir aber scheinen zwei Gründe gegen ihre Richtigkeit zu sprechen. Erstens der Umstand, dass es doch wohl lange nicht feststeht, dass wirklich jede Zelle der höheren Pflanzen im Stande ist, unter günstigen Bedingungen eine ganze neue Pflanze aus sich hervorzubringen, dass es vielmehr an jedem Baum und jeder höheren Pflanze eine Masse von Zellen an Blättern, Blüthen u. s. w. gibt, die dazu nicht im Stande, die also einseitig differenzirt sind, d. h. die nur eine Art von Determinanten enthalten, wie die histologisch differenzirten Zellen der Gewebe des menschlichen Körpers. Zweitens aber der Umstand, dass es eben nicht blos Pflanzen gibt. Eine Theorie der Entwicklung kann sowenig als eine solche der Vererbung, blos auf die Erscheinungen bei den Pflanzen aufgebaut

werden; Unterschiede bestehen in den Lebens-Vorgängen bei Pflanzen und Thieren, schwerlich aber solche so fundamentaler Art. Nun ist es aber unzweifelhaft, dass die zu Geweben verwendeten Zellen der höheren Thiere, die Nerven,- Muskel-, Drüsen-Zellen wirklich einseitig differenzirt, auch völlig unfähig sind, jemals und unter irgend welchen Umständen zum ganzen Organismus auszuwachsen, und es ist schon allein daraus zu schliessen, dass in der That nur die eine Anlage oder Determinante in ihnen enthalten ist. Soll man nun annehmen, dass die doch auch schon einseitig differenzirten Gefässzellen, Epidermiszellen, Holzzellen u. s. w. der höheren Pflanzen trotzdem das ganze Keimplasma enthalten? Ich sehe nicht, was für eine so gewaltsame Annahme anzuführen wäre.

Zum Schluss alles dessen, was über Regeneration gesagt werden konnte, komme ich noch einmal auf die eigentliche letzte Erklärung dieses wunderbaren Vermögens zurück. Ich habe es abgelehnt, dafür überhaupt eine Erklärung zu versuchen, weil ich sie noch nicht für möglich halte, allein eine Andeutung, nach welcher Seite hin dieselbe zu suchen sein wird, möchte ich dennoch geben.

Wir nahmen ein Regenerations-Idioplasma, also »Anlagen« an gewissen Stellen des Körpers an, aber wie kommt dasselbe dazu, den verlorenen Theil in richtiger Stellung und Ausführung aufzubauen? Man könnte ja nun wohl eine theoretische Formel ausdenken, nach welcher successive immer die Determinanten der aufeinanderfolgenden Theile aktiv würden, sich also gegenseitig in richtiger Reihenfolge auslösten, aber es wäre dabei nicht Viel gewonnen, zumal Dasjenige, was man bis jetzt über das Wiederwachsen von Beinen und Zehen bei Tritonen weiss, nicht einmal mit einer solchen Annahme stimmt. Wichtiger, wenn auch vorläufig noch recht unbestimmt im Genaueren, scheint es mir, sich bewusst zu werden, dass in allen Lebens-Einheiten Kräfte wirksam sind, die wir noch nicht näher kennen, die aber die Theile einer solchen Einheit aneinander binden, und zwar in bestimmter Ordnung und Beziehung. Solche Kräfte mussten wir schon für die niederen Einheiten des Biophors annehmen, da sie sonst einer Vermehrung durch Theilung nicht fähig sein könnten, auf welcher doch alles organische Wachsen beruhen muss, wollen wir nicht, wie NÄGELI es that, eine fortwährende Generatio aequivoca der spezifischen Biophoren-Arten (seiner »Micellen«) annehmen. Wir werden aber später sehen, wenn von der Urzeugung die Rede sein wird, dass wir eine solche Annahme nicht billigen können. Wenn nun ein von Innen heraus erfolgendes, blos auf Wachsthum mittelst Assimilation beruhendes

Theilungsvermögen ohne solche bindende und abstossende Kräfte, »vitale Affinitäten«, nicht gedacht werden kann, da ja dann die Anordnung der inneren Theile nothwendig in Unordnung gerathen müsste bei jeder Theilung, dann müssen solche »Affinitäten« in allen Stufen der Lebens-Einheiten wirksam sein, also in Zelle und Person ebensogut als in Determinante und Id. Wohl besitzen Personen ja nicht mehr allgemein das Vermögen, sich durch Theilung zu vermehren, aber viele besitzen es doch, und das Vermögen, einzelne Theile neu wieder hervorzubringen, ist offenbar ein Theil jenes Vermögens, durch Theilung das Ganze zu verdoppeln. Regeneration muss also in ihrer tiefsten Wurzel auf jenen »Affinitäten« zwischen den Theilen beruhen, welche ihrer Anordnung vorstehen, diese zu erhalten und neu hervorzurufen im Stande sind. So erscheint uns der Organismus nach dieser Richtung hin allerdings einem Krystall vergleichbar, dessen abgebrochene Spitzen sich aus der Mutterlauge wieder nach demselben Krystallisationssystem ergänzen, offenbar auch infolge innerer richtender Kräfte, Polaritäten, die wir aber auch hier nicht genau präzisiren können. Der Unterschied vom Krystall aber liegt nicht nur — wie man bisher wohl anzunehmen geneigt war — darin, dass der Krystall der Mutterlauge bedarf, um zu wachsen und sich zu ergänzen, während die Lebens-Einheit sich selbst das Material zu weiterem Aufbau schafft, sondern zugleich darin, dass nicht in jedem Organismus und nicht an jeder Stelle eines solchen Regeneration möglich ist, dass es vielmehr dafür besonderer »Anlagen« bedarf, ohne welche der betreffende Theil nicht entstehen kann. Die Unentbehrlichkeit dieser Anlagen, der Determinanten, aber scheint mir darauf zu beruhen, dass hier der Neubau nicht einfach nur durch Herbeischaffung organischen Materials geschehen kann, sondern dass es dazu ganz besonders und in jedem Falle anders behauener Steine bedarf, welche nur auf Grund historischer Überlieferung beschafft werden können, oder, um aus dem Bild zu treten, weil die Lebenstheilchen, aus welchen das Organ wieder herzustellen ist, ein spezifisches Gepräge besitzen und eine lange Vorgeschichte hinter sich haben, weil sie also nur aus den durch Generationen hindurch überlieferten spezifischen Lebenstheilchen, eben den Determinanten hervorgehen können. Diese Anlagen aber sind in sehr verschiedenem Grade und in recht ungleicher Vertheilung den verschiedenen Lebewesen mitgegeben und zwar, soweit wir sehen können, entsprechend der Zweckmässigkeit.

XXII. Vortrag.

Antheil der Eltern am Aufbau des Kindes.

Meine Herren! Wir haben gegenüber den Erscheinungen der Regeneration und der Knospung nicht viel mehr thun können als sie in eine Formel zu bringen, die sich der Keimplasmatheorie einfügt. Anders steht es bei den eigentlichen Vererbungs-Erscheinungen im engeren Sinn, z. B. bei der Übertragung individueller Unterschiede vom Elter auf das Kind. Hier vermag die Theorie in der That, unsere Einsicht zu mehren und uns tiefer in die Ursachen der Erscheinungen hineinblicken zu lassen; hier ist sie nicht mehr eine blosse »Koffertheorie«.

Besonders von der Beobachtung an uns selbst, d. h. am Menschen wissen wir, dass die Kinder eines Eltern-Paars wohl einander ähnlich aber niemals gleich sind, dass häufig das eine Kind diesem, das andere dem anderen Elter überwiegend gleicht, dann wieder ein Kind eine Mischung der beiden Eltern zeigt. Wie kommt das? Da doch die Keimsubstanz der beiden Eltern von derjenigen der Eizelle sich herleitet, aus welcher sie selbst hervorgegangen sind, also doch wohl auch gleich sein müsste in allen Keimzellen, welche sie selbst hervorbringen — neue Determinanten können nicht hinzu, alte nicht hinwegkommen, und eine Veränderung von Determinanten, deren Möglichkeit zuzugeben ist, würde doch die Mischung der elterlichen Ähnlichkeiten

nicht direkt beeinflussen, sondern höchstens etwas Neues und Fremdes hinzubringen.

Hier gibt uns nun die Theorie einigen Aufschluss.

Wir sahen uns genöthigt anzunehmen, dass das Keimplasma aus Iden zusammengesetzt ist, d. h. aus gleichwerthigen Keimplasma-Stücken, deren jede alle Arten von Determinanten enthält, die zum Aufbau eines Individuums gehören, aber jede dieser Arten in besonderer individueller Gestalt. Ich habe diese Ide früher Ahnenplasmen genannt, und der Name trifft auch insofern zu, als ja bei jeder Befruchtung die gleiche Anzahl Ide vom Vater und von der Mutter her in der Eizelle vereinigt werden, somit also das Kind aus den Iden seiner beiden nächsten »Ahnen« aufgebaut wird. Da nun aber die Ide der Eltern von denen der Grosseltern herrühren, diese wieder von denen der Urgrosseltern, so sind die Ide in der That Idioplasmen der Ahnen.

Man hat indessen den Ausdruck vielfach dahin missverstanden, als sollte damit gesagt sein, dass die Ide für alle Zeiten unverändert den Charakter des betreffenden Ahn beibehielten, woraus mir dann die Vorstellung untergeschoben wurde, unsere eignen Ide bestünden heute noch aus den Determinanten-Complexen unsrer fischartigen oder gar amöbenartigen Vorfahren. In Wahrheit entspricht kein Id genau und vollständig dem »Bild« d. h. dem Gesammtwesen irgend eines der Vorfahren, in dessen Keimplasma es früher enthalten war, denn jeder der Vorfahren hatte ebenfalls viele Ide in seinem Keimplasma, und sein Bild wurde nicht durch irgend eines derselben allein bestimmt, sondern durch das Zusammenwirken aller seiner Ide. Das aus einer Keimzelle hervorgehende Individuum muss nothwendigerweise die Resultante aus allen den Iden sein, die sein Keimplasma ausmachen, wenn auch sehr wohl der Antheil einzelner derselben ein stärkerer sein kann, als der von anderen. Auch ist es ja klar, dass, wenn wir einmal ganz absehen von einer möglichen Abänderung der Ide, ein jedes derselben nicht nur einem, sondern einer langen Reihe von Vorfahren angehört und bei deren Bildung mitgespielt haben muss, dass es also schon deshalb nicht das Idioplasma eines bestimmten Ahnen ist, sondern nur Ahnenplasma im allgemeinen Sinn. In diesem Sinn könnte man die Bezeichnung für das Id ganz wohl beibehalten.

So besteht also nach unserer Auffassung das Keimplasma aus Iden, deren jedes alle Determinanten der gesammten Ontogenese enthält, aber meist in individuell verschiedener Ausführung.

Erinnern Sie Sich nun, durch welchen Vorgang die Herabsetzung der Chromosomen-Zahl, d. h. der aus Keimplasma bestehenden Kernstäbchen der Ei- und Samenzelle zu Stande kommt, so sind es die beiden letzten Theilungen der Keimzellen, durch welche dies geschieht, die sog. »Reifungstheilungen«. Bei diesen nämlich wird die Kernsubstanz — wie wir gesehen haben — nach einem ganz andern

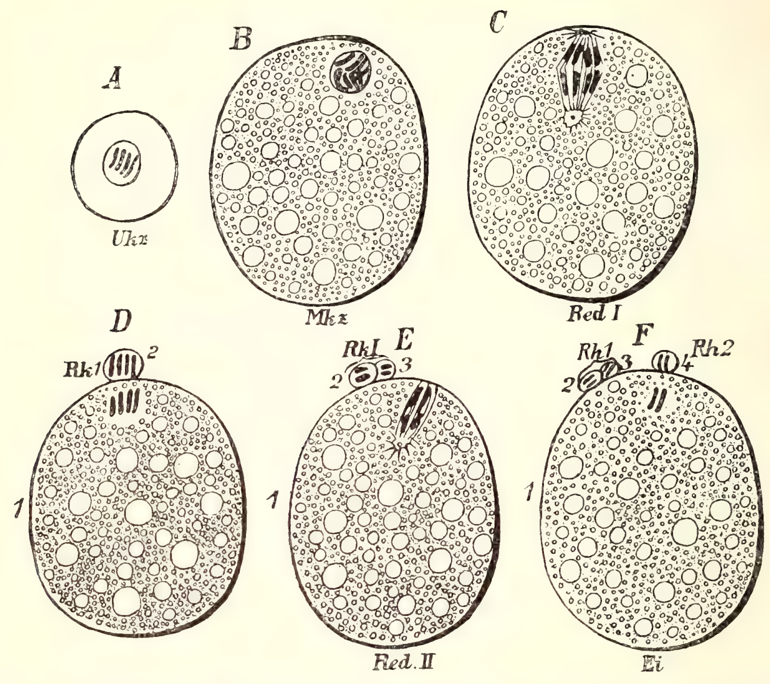


Fig. 76 (wiederholt). Schema der Reifetheilungen der Eizelle. *A* Urkeimzelle. *B* Ei-Mutterzelle, durch Wachsthum und Verdoppelung ihrer Chromosomen entstanden. *C* Erste Reifetheilung. *D* unmittelbar nachher, *Rk1* erste Richtungszelle. *E* Die zweite Reifespindel gebildet, die erste Richtungszelle in zwei getheilt (*2* u. *3*), die vier im Ei zurückgebliebenen Chromosomen liegen in der zweiten Richtungsspindel. *F* Unmittelbar nach der zweiten Reifetheilung: *1* die fertige Eizelle, *2*, *3* u. *4* die drei Richtungszellen, jede der vier Zellen je zwei Chromosomen enthaltend.

Modus auf die beiden Tochterkerne vertheilt, als gewöhnlich, insofern nicht eine Längsspaltung der Stäbchen, Schleifen oder Kügelchen in der Äquatorialebne der Kernspindel eintritt, und dann je eine Spalthälfte nach links, die andere nach rechts rückt, sondern vielmehr ohne vorherige Spaltung je die halbe Zahl der Stäbchen in den rechten und den linken Tochterkern rückt, so dass also in jedem Tochterkern die Zahl der Stäbchen auf die Hälfte reduzirt wird (Fig. 76).

Obschon diese Art der Vertheilung der Stäbchen zwei Mal hintereinander erfolgt, so wird doch — wie wir sahen — die Normalzahl derselben nicht auf ein Viertel herabgesetzt, weil schon lange vor der ersten Reifungstheilung eine Verdoppelung der Stäbchen durch Längsspaltung stattgefunden hatte, so dass also die erste Theilung sich von einer gewöhnlichen Theilung nur dadurch unterscheidet, dass die Spaltung der Stäbchen nicht erst während des Theilungsprozesses erfolgt, sondern schon lange vorher. Erst die zweite Reifungstheilung weicht von allen anderen Kerntheilungen ab, die wir kennen, indem sie überhaupt nicht mit einer Spaltung der Stäbchen verbunden ist, sondern die Hälfte der vorhandenen Stäbchen in je einen Tochterkern überführt. Sie ist die wirkliche Reduktionstheilung, durch welche die Zahl der Stäbchen auf die Hälfte herabgesetzt wird.

Diese numerische Reduktion muss aber noch eine andere Folge haben: sie muss die Keimzellen desselben Individuums qualitativ d. h. in Bezug auf ihren Vererbungswerth ungleich machen. Nehmen wir einmal nur vier Chromosomen von Stäbchenform (»Idanten«) als die Kernelemente einer Art an, von welchen also zwei, *a* u. *b* von der Mutter, zwei andere *c* u. *d* vom Vater stammen, so können, soweit wir sehen, durch die letzte »Reifungstheilung« sowohl die Combination *a* u. *b* von *c* u. *d*, als auch *a* u. *c* von *b* u. *d* und *a* u. *d* von *b* u. *c* entfernt werden; es können also sechs verschiedenartige Combinationen von Stäbchen in je eine Keimzelle gelangen, oder was dasselbe ist: es können sechs in ihren erblichen Anlagen verschiedene Arten von Keimzellen in demselben Individuum sich bilden. Da diese Neucombinirung, man könnte sagen Neotaxis der Keimplasma-Elemente sowohl in weiblichen als in männlichen Individuen erfolgt, so würden also bei der Befruchtung $6 \times 6 = 36$ verschieden beanlagte Individuen aus den Keimzellen derselben zwei Eltern entstehen können. Mit der Normalziffer der Stäbchen wächst natürlich die Zahl dieser möglichen Combinationen sehr bedeutend, bei acht Stäbchen beträgt sie schon 70, bei sechszehn 12 870; die Zahl der nach Erbanlage verschiedenen Individuen würde dann also eine ungeheure sein, denn jede der 70, oder 12 870 verschiedenen Erbmischungen der Eizelle könnte sich mit jeder der 70 oder 12 870 verschiedenen Samenzellen in Amphimixis verbinden, so dass also 70×70, beziehungsweise $12\,870 \times 12\,870$ individuell verschieden beanlagte Kinder demselben Elternpaar entspringen könnten. Beim Menschen sollen 16 Kernstäbchen vorhanden

sein; auf ihn also würde die letztbezeichnete Zahl elterlicher Erb-Mischungen Anwendung finden. Das könnte eine unverhältnissmässig hohe Zahl scheinen bei der geringen Kinderzahl eines menschlichen Paares, aber wir dürfen da nicht blos nach dem Menschen urtheilen, und bei Thieren und Pflanzen ist, wie wir früher besprochen haben, die Nachkommenzahl meist eine viel grössere und oft eine ungeheuer grosse. Wir sahen, welche Bedeutung diese scheinbare Verschwendung der Natur hat, dass nämlich ohne sie Anpassung an veränderte Lebensbedingungen nicht möglich sein würde, denn wenn nur so viele Nachkommen geboren würden, als zur Fortpflanzung gelangen müssen, so könnte eine Auswahl der Besseren nicht eintreten. Dasselbe müsste der Fall sein, wenn alle Jungen einer Art gleich wären, und wenn auch nur alle Nachkommen eines Elternpaars gleich wären, so würde dies schon eine wirkungsvolle Selektion ausschliessen, da ja dann nur aus so vielen Individualitäten ausgewählt werden könnte, als Elternpaare vorhanden waren. Es ist leicht zu verstehen, dass Selektion um so wirksamer arbeiten wird, je grösser und je verschiedenartiger die Nachkommenschaft der Art ist; die Aussicht, dass auch die bestmögliche Combination von Eigenschaften vorkommt, steigt dadurch.

Wenn wir auch nicht nachrechnen können, wie viele Individuen verschiedener Charaktermischung Naturzüchtung nöthig hat, um die Artentwicklung zu leiten, so können wir doch verstehen, dass eine möglichst grosse Auswahl allein es sichern kann, dass immer die bestmöglichen Anpassungen aller Theile und Organe zu Stande kommen und sich erhalten. Gerade darin, dass ein so gewaltiger Überschuss an Individuen von jeder Generation hervorgebracht wird, liegt allein die Möglichkeit so intensiver Selektionsvorgänge, wie sie fortwährend stattfinden müssen, wenn die Anpassungen aller Theile Erklärung finden sollen. Wenn aber von den Tausenden von Nachkommen einer fruchtbaren Art immer je Hundert miteinander identisch wären, dann würden diese Hundert der Naturzüchtung gegenüber nur *den Werth einer einzigen Variante* haben. Eine so allseitige Anpassung, wie sie im Bau der Arten thatsächlich vorliegt, erfordert aber so viele Varianten, als nur irgend möglich, sie fordert, dass *jedes Individuum ein eigenthümlicher Complex erblicher Charaktere sei*, d. h. dass alle befruchteten Keimzellen eines Paares schon ein individuell gestempeltes Keimplasma besitzen.

Die Berechtigung dieses Postulats tritt um so schärfer hervor, wenn wir nicht bloss die weiblichen, sondern auch die männlichen Keimzellen

in Betracht ziehen. Denken wir an die enorme Zahl von Samenzellen, welche bei vielen und zwar auch bei den höchsten Thieren hervorgebracht wird, eine meist unabschätzbar grosse Zahl, die jedenfalls weit über die Millionen hinaus geht. Nehmen wir einmal beim Menschen nur 12870 Millionen Samenfäden an, so würden bei 16 Iden und bei gleicher Häufigkeit aller möglichen Keimplasma-Combinationen — es wären derer 12870 — immer je eine Million derselben identisches Keimplasma enthalten. Die Gefahr, dass mehrere Eizellen von identischen Samenzellen befruchtet würden, wäre also nicht so ganz klein.

Es könnte deshalb nicht überraschen, wenn fernere Beobachtungen ergeben würden, dass noch andere Mittel von der Natur angewandt würden, um die Ide des Keimplasmas möglichst verschiedenartig in den Keimzellen zu gruppiren. Das einfachste Mittel würde sein, wenn schon vor jeder Theilung der Urkeimzellen die Kernstäbchen sich theilten, und ihre Spalthälften sich regellos untereinander zerstreuten, so dass dann bei der nachher sich bildenden Kernspindel eine ganz neue Anordnung der Spalthälften die Folge wäre. BOLLES LEE hat neuerdings bei der Spermatogenese der Weinbergschnecke etwas derartiges zu beobachten geglaubt, und seine Abbildungen scheinen auch eine solche Auslegung zuzulassen, allein inzwischen sind andere Thatsachen hervorgetreten, die wenigstens für die Thiere den Reduktionsvorgang auf die Reifungstheilungen allein einschränken.

Schon vor Jahren hatte ISCHIKAWA gesehen, dass bei der Copulation von Noctiluca die Kerne der beiden Thiere sich zwar dicht aneinanderlegen, dass sie aber nicht miteinander verschmelzen, obgleich sie sich bei der dann folgenden Theilung wie ein Kern verhalten. Die väterliche und die mütterliche Kernsubstanz bleiben hier getrennt (Fig. 83, p. 384). Dasselbe ist nun wiederholt auch bei Vielzelligen beobachtet worden, zuerst von HÄCKER, dann von RÜCKERT bei Ruderfüssern (Copepoden), ferner von CONKLIN bei den Eiern einer Schnecke (Crepidula). Doch bezogen sich alle diese Beobachtungen nur auf die früheren Stadien der Eifurchung bis zu 29 Zellen hin, und man konnte nicht sagen, ob die Trennung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen etwa noch länger durch die Ontogenese hin andauert. Nun theilt mir aber Professor HÄCKER mit, dass er bei einem Ruderfüsser (Canthocamptus) diese Trennung nicht nur von Beginn der Furchung bis zur Urgenitalzelle hin verfolgen konnte, sondern auch durch die Theilungen

derselben hindurch bis zu den Ei-Mutterzellen[1]. So dürfen wir also jetzt wohl annehmen, dass väterliche und mütterliche Vererbungssubstanz nicht nur eine Zeit lang, sondern durch die gesammte Ontogenese hindurch getrennt bleibt, eine Thatsache, die unsere Annahme von der Selbstständigkeit der Kernstäbchen trotz ihrer scheinbaren Auflösung im Kernnetz des »ruhenden« Kerns vollends sicher stellt. Aber noch nach einer anderen Seite hin wirft diese neue Erkenntniss helles Licht: sie beweist uns, dass die sonderbaren und verwickelten Vorgänge, welche an der Kernsubstanz während der Reifetheilungen ablaufen, wirklich den Sinn haben, den ich ihnen schon lange unterlegte[2], nämlich den, eine möglichst vielgestaltige Vermengung der väterlichen und der mütterlichen Vererbungsstücke zu bewirken, denn, wie HÄCKER zeigte, während der zweiten Reifungstheilung bleiben die väterlichen und die mütterlichen Chromosomen nicht mehr zu je einer besonderen Gruppe vereinigt, sie zerstreuen sich vielmehr im Kern, um erst später wieder zu zwei verschiedenartig kombinirten Gruppen zusammenzutreten.

Wäre dem nicht so, blieben auch dann noch die mütterlichen und väterlichen Chromosomen voneinander getrennt, so könnte durch die Reduktionstheilung nur eine dieser Gruppen in je eine Keimzelle gelangen, und jede reife Ei- oder Samenzelle enthielte dann entweder nur väterliche, oder nur mütterliche Vererbungssubstanz. Dadurch würde aber ein Rückschlag auf mehr als drei Generationen zurück unmöglich gemacht, und da ein solcher doch wohl unzweifelhaft vorkommt, so musste schon daraus geschlossen werden, dass eine vielfache Neukombinirung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen stattfindet. Dies erfolgt nun offenbar während der Reifetheilungen, wenigstens bei den Metazoen. Von diesem Gesichtspunkt aus wird es auch verständlich, warum zwei Reifetheilungen nothwendig waren, warum also die Verdoppelung der Chromosomen vor der ersten Reifetheilung beibehalten worden ist. Dadurch wird eben die Zahl der möglichen Id-Combinationen um das Vielfache erhöht. Ich habe schon vor langer Zeit darauf hingewiesen[3], dass dieses die Bedeutung dieser Einrichtung sein möchte, denn bei vier Kernstäbchen *a*, *b*, *c* und *d* sind nur sechs Combinationen möglich: *ab*, *ac*, *ad*, *bc*, *bd* und *cd*; lassen wir aber die Stäbchen sich verdoppeln, so erhalten wir

[1] Inzwischen ist die betreffende Abhandlung erschienen im »Anatom. Anzeiger« XV. Bd. 1902, p. 440.

[2] Siehe meine Schrift: »Amphimixis«, Jena 1891.

[3] In »Amphimixis«, 1891.

zehn Combinationen. Bei der Befruchtung eines solchen Eies würden dann zwei fremde Stäbchen durch die Samenzelle hinzutreten, und da auch für die Samenzellenbildung dieselbe Umkombinirung der Stäbchen gilt, so gibt es also auf väterlicher Seite ebenfalls zehn verschiedene Arten von Keimzellen. Es können also bei zwei Eltern dieser Thierart zehn Eizellenarten sich mit zehn Samenzellenarten verbinden, d. h. es können $10 \times 10 = 100$ verschieden beanlagte Kinder aus der Verbindung dieser beiden Eltern hervorgehen.

Je zahlreicher die Stäbchen oder die freien Einzel-Ide bei einer Art sind, um so zahlreichere Combinationen derselben sind möglich. Ob alle mathematisch möglichen Combinationen auch wirklich vorkommen, das ist eine andere Frage, die ich durchaus nicht ohne Weiteres bejahen möchte; jedenfalls aber wird auch die wirkliche Zahl der Combinationen bei einer Art mit vielen Kernelementen grösser sein, als bei einer mit wenigen, und insofern werden Arten, deren Ide als selbstständige Körner auftreten, im Vortheil sein gegenüber solchen, bei welchen dieselben zu Stäbchen oder Schleifen (Idanten) verbunden sind. Die Letzteren aber bieten für uns eine bessere Möglichkeit, die Neu-Combinirung der Ide zu erschliessen, obschon die Idanten selbst sich äusserlich auch nicht voneinander unterscheiden lassen. Die Art und Weise aber, in welcher die zu Stäbchen aufgereihten Ide sich während der beiden Reifungstheilungen verhalten, wie sie sich zu Schleifen oder spitzen Winkeln zusammenbiegen, wie sie dann auseinanderbrechen, um sich zu Doppelstäbchen zu vereinigen, von denen jedes an einen anderen Pol bei der Reduktionstheilung gelangt, lässt sich nur unter der Voraussetzung verstehen, dass es sich hier um eine Umgruppirung der Ide handelt. Übrigens ist ein solcher Schluss auch bei körnerförmigen Chromosomen möglich, wie ich seiner Zeit in Bezug auf die schönen Beobachtungen Henking's an den Samenzellen eines Insektes (Pyrrhocoris) gezeigt habe.

Doch ich muss es mir versagen, hier auf diese höchst interessanten Vorgänge näher einzugehen. Soviel ist gewiss, dass die Natur sich verschiedener Mittel bedient, um die Neu-Combinirung und zugleich die Reduktion der Ide während der beiden »Reifetheilungen« zu Stande zu bringen. Mag sie aber auch in diesem Stadium mit Ringen, Schleifen, Doppelstäbchen, X-förmigen Gebilden, Vierergruppen u. s. w. operiren, alles Dieses dient immer demselben Zweck, der mehr oder weniger eingreifenden Neuzusammenordnung der Vererbungseinheiten. Ich bin überzeugt, dass neue Untersuchungen dieser Vorgänge, wenn

sie von diesem Gesichtspunkt aus unternommen werden, noch zu wichtigen Aufschlüssen führen müssen. Es käme darauf an, zu erfahren, wie stark die Veränderungen sind, die da entstehen, denn es ist sehr wahrscheinlich, dass sie in verschiedenen Thiergruppen verschieden stark sind. Deutet doch schon die Verbindung der Ide zu Stäbchen (Idanten) darauf hin, dass solche Arten konservativer in der Erhaltung ihrer Id-Combinationen sein werden, dass also auch eine grössere Zähigkeit der vererbten Combination von Charakteren (des »Bildes« des Elters) bei ihnen statthaben wird. Gelänge es, in diese Vorgänge tiefer einzudringen, dann würden wir vermuthlich auch verstehen, warum in gewissen menschlichen Familien die Erbcharaktere sich reiner und zäher vererben als in anderen, mit denen sie sich vermischt haben u. s. w. Festeres Zusammenhalten der einmal zum Stäbchen vereinigten Ide könnte sehr wohl die Schuld daran tragen, denn es scheint mir keineswegs ausgeschlossen, dass auch in diesen feinsten Vorgängen individuelle Unterschiede vorkommen.

Sehen wir aber hier von diesen intimsten Fragen ganz ab und wenden uns nur den gröberen Erscheinungen zu, so gibt uns die oben besprochene Umordnung der Ide (Neotaxis) eine einfache Erklärung für die allgemein beobachtete Erscheinung der Verschiedenheit der Individuen; jedes Individuum ist vom anderen verschieden, nicht nur beim Menschen, sondern bei allen Arten, bei denen wir ein Urtheil darüber gewinnen können, und zwar nicht nur bei verschiedenen, sondern auch bei den gleichen Eltern.

Gewiss beruhen die Unterschiede zwischen zwei Brüdern oder Schwestern nicht allein auf erblicher Grundlage, sondern theilweise auch auf den äusseren Verhältnissen, welche von der Embryonal-Entwicklung an auf sie eingewirkt haben. Wenn wir uns zwei Brüder denken, die aus identischen Keimzellen hervorgegangen wären, und wir lassen den einen Seemann, den anderen Schneider werden, so wird es uns nicht wundern, dieselben in ihrem 50. Jahr recht verschieden zu finden, den Einen wettergebräunt, den Anderen blass, den Einen muskelkräftig, gerade und stramm, den Anderen schwächlich und von gebeugter Haltung. Dieselben Anlagen entwickeln sich verschieden, je nach den Einflüssen, welchen sie unterworfen sind. Aber die beiden Brüder werden doch einander ähnlicher sein in Gesichtszügen, Haarfarbe, Augenschnitt, Statur, Gliedmassen-Verhältnissen, vielleicht sogar in einem Muttermal, als irgend einem anderen Menschen ihrer oder einer anderen Familie, und das beruhte auf der Identität der erblichen Anlage, auf der gleichartigen Id-Combination des Keimplasmas.

Gerade der Mensch liefert uns ein werthvolles Beispiel für diese Auffassung in den sog. »identischen Zwillingen«. Es gibt bekanntlich zweierlei Zwillinge, solche, die einander nicht auffallend ähnlich, oft sogar recht verschieden sind, und solche, die sich »zum Verwechseln« ähnlich sehen. Bei den letzteren kann bekanntlich die Übereinstimmung so weit gehen, dass die Eltern genöthigt sind, ihre Kinder durch ein äusseres Zeichen zu markiren, um sie nicht fortwährend zu verwechseln. Wir haben nun allen Grund, die erste Art von Zwillingen von zwei verschiedenen Eizellen abzuleiten, die letztere Art aber von einer einzigen, welche erst nach der Befruchtung durch eine Samenzelle sich in zwei Eier getheilt hat, so wie dies bei Fischen und anderen Thieren nicht selten vorkommt, und wie man es durch künstliche Trennung der beiden ersten Blastomeren bei einer Anzahl von Arten experimentell hervorrufen kann.

Wir haben also hier einen Fall von völliger Identität der Keimplasmen zweier Individuen, denn die Id-Combination der beiden aus einem Befruchtungs-Vorgang sich ableitenden Eier muss genau dieselbe sein. Dass nun hier trotz der unvermeidlichen Verschiedenheit der äusseren Einflüsse, die schon vom Uterinleben an die beiden Zwillinge treffen, dennoch eine oft so hochgradige Ähnlichkeit entsteht, ist eine Thatsache von tiefgreifender theoretischer Bedeutung. Vom Boden der Keimplasma-Theorie aus können wir sie gut verstehen, denn nach ihr kann nur genau die gleiche Combination von Iden identischen Individuen den Ursprung geben.

Die identischen Zwillinge lehren uns aber noch mehr; sie beweisen uns vor Allem, dass mit der Befruchtung das ganze zukünftige Individuum bestimmt ist, oder theoretisch ausgedrückt: dass die im Ei gegebene Id-Zusammensetzung des Keimplasmas massgebend ist für die ganze Ontogenese. Man hätte ja vermuthen können, dass die Combination der Ide sich während der Entwicklung wieder ändern könnte, dass etwa eine stärkere Vermehrung der einen, eine schwächere der anderen Ide eintreten könnte auf gewissen Entwicklungsstadien oder durch gewisse zufällige äussere Einwirkungen, man hätte an einen Kampf der Ide in dem Sinn denken können, dass einzelne derselben unterdrückt und beseitigt würden. Alle solche Vermuthungen fallen in sich zusammen gegenüber der Thatsache der identischen Zwillinge, welche uns lehrt, dass identisches Keimplasma eine Ontogenese hervorruft, die so gleichmässig abläuft, wie zwei gleich gebaute und gleich regulirte Chronometer.

Wenn ich aber sage, dass ein Kampf der Ide im Sinne einer materiellen Beseitigung gewisser Ide nicht vorkommen kann, so soll damit keineswegs behauptet werden, dass der Einfluss, den jedes einzelne Id auf den Gang der Entwicklung ausübt, nicht sehr wohl ein ungleicher, unter Umständen sogar ein sehr ungleicher sein könne. In diesen Gegenstand genauer einzugehen, muss ich mir zwar hier versagen, doch möchte ich Ihnen wenigstens eine Andeutung von Dem geben, worauf ich anspielte.

Wenn das Keimplasma aus Iden besteht, so muss die Gesammtheit derselben den Bau, die ganze Individualität, sagen wir kurz, das »Bild« des Kindes bestimmen; dieses ist die Resultante aus allen den verschiedenen Triebkräften, welche in den verschiedenen Iden enthalten sind. Wenn diese nun alle gleich stark und in der gleichen Richtung wirkend gedacht werden dürften, so müssten sie alle den gleichen Antheil an dem Entwicklungs-Resultat, dem »Bilde« des Kindes haben. Dem ist aber nicht so.

Allerdings wissen wir durch zahlreiche Versuche über die Vermischung zweier Pflanzen-Arten miteinander, dass die Nachkommen solcher Bastardirungen meist die Mitte einhalten zwischen den beiden Stammarten; aber nicht immer ist dies der Fall, bei manchen Mischlingen überwiegt das Bild der einen Stammart im Sprössling, habe sie dabei als Vater oder als Mutter mitgewirkt.

Deutlicher noch erkennen wir dasselbe beim Menschen, dessen Kinder gar nicht immer genau die Mitte der beiderlei elterlichen Charaktere einhalten, sondern häufig dem Vater oder aber der Mutter viel stärker gleichen.

Wie lässt sich nun diese Thatsache theoretisch zurechtlegen? Müssen wir den Iden des Vaters oder der Mutter eine grössere bestimmende Kraft zuschreiben? Ohne eine solche Annahme als unstatthaft von vornherein ausschliessen zu wollen, möchte ich doch glauben, dass wir sie zur Erklärung dieser Erscheinung nicht brauchen. Denn gerade wenn wir nur einfach auf der Thatsache vom Überwiegen des einen Elters fussen, folgt daraus unmittelbar, dass nicht alle Ide das Bild des Kindes bestimmen, mag nun die Ursache der Nichteinwirkung eines Theils derselben liegen, worin sie wolle. Wenn nun aber nur ein Theil der im Keimplasma enthaltenen Ide das Bild in diesen Fällen bestimmt, so genügt also diese Combination von Iden, um das Kind dem einen Elter, z. B. dem Vater, ähnlich zu gestalten, folglich genügt die halbe Zahl der Ide unter Umständen zur Bestimmung des Kindes — vorausgesetzt, dass

die Einseitigkeit der Vererbung eine vollständige wäre, was wohl nie ganz zutrifft. Die halbe Zahl der Ide kann aber nur dann dazu ausreichen, wenn sie dieselbe Combination von Iden enthält, welche auch bei dem Vater das »Bild« bestimmt haben; sobald ein oder mehrere Ide dieser bestimmten Combination durch andere ersetzt sind, kann das väterliche Keimplasma nicht mehr vollständige Ähnlichkeit mit dem Vater hervorrufen.

Nun wird aber bei der Reduktion eine Umordnung und Neu-Combinirung vorgenommen, die jeder Keimzelle ihre besondere Gruppe von Iden zuführt. Es kann sich also treffen, dass in einer bestimmten Samenzelle gerade dieselbe Idgruppe enthalten ist, die auch das Bild des Vaters bestimmt hat, und ebenso verhält es sich mit einer bestimmten Eizelle in Betreff des Bildes der Mutter. Nehmen wir nun einmal an, eine Samenzelle und eine Eizelle träfen zusammen, welche beide diejenige Id-Gruppe enthielten, die auch das Bild des Vaters und der Mutter seiner Zeit bestimmt hatten, so würde, — wenn die bestimmenden Kräfte der mütterlichen und der väterlichen Ide gleich waren — ein Kind entstehen müssen, welches die Mitte zwischen Vater und Mutter hielte.

Das kommt bekanntlich nicht so selten auch wirklich vor, obwohl es schwer oder unmöglich ist, es genau nachzuweisen. Bei den Pflanzen-Mischlingen fällt der Nachweis leichter, und man hat festgestellt, dass bei Weitem die meisten Mischlinge in ihren Charakteren die Mitte halten zwischen den beiden Stammarten. Dies beweist, dass unsere Annahme von der gleichen Stärke der Ide beider Arten im Allgemeinen richtig sein muss, denn hier wissen wir bestimmt, wie ich Ihnen später noch zeigen werde, dass sowohl die väterlichen, als die mütterlichen Ide in Bezug auf die Artcharaktere untereinander übereinstimmen. So verhält es sich z. B. bei dem Mischling aus zwei Tabacks-Arten, Nicotiana rustica und paniculata, der schon im vorigen Jahrhundert von KÖLLREUTTER erzeugt wurde, und der damals, wie auch heute noch ziemlich genau die Mitte zwischen den beiden Stammarten einhält, und zwar in allen Individuen. Beide Arten streben also hier, ihr eigenes Bild dem Sprössling aufzuprägen, und bei Beiden ist die Vererbungskraft gleich gross; bei Beiden ist sie auch in derselben, nämlich der halben Zahl der Ide enthalten, da ja die beiderlei Keimzellen die Reduktionstheilung erlitten haben. Wir haben also hier den strikten Beweis, dass die halbe Id-Zahl genügt, um das Bild der Art oder allgemeiner des Elters im Kind wieder zur Geltung zu bringen.

Wenden wir dieses Resultat auf die Vererbung individueller Unterschiede beim Menschen an, so werden wir sagen dürfen, dass solche Keimzellen, denen die Reduktionstheilung *dieselbe Combination von Iden* überliefert hat, welche schon im Elter das Bild desselben bestimmt hatte, auch streben werden, dies Bild dem Kinde wieder aufzuprägen. Verbindet sich eine solche, z. B. weibliche Zelle mit einer männlichen, welche ebenfalls die Bild-Combination des Elters, also hier des Vaters enthält, so tritt genau derselbe Fall ein, den wir eben bei den Pflanzen-Mischlingen besprochen haben, d. h. es entsteht eine Mittelform zwischen den Bildern der beiden Eltern.

Es kommt nun aber nicht selten ein *starkes Überwiegen des einen Elters im Bilde des Kindes* vor, und es fragt sich, ob die Theorie uns dafür irgend einen Anhalt gibt.

Man wird vielleicht geneigt sein, dafür eine Verschiedenheit in der bestimmenden Kraft bei den väterlichen und den mütterlichen Iden anzunehmen, wenn wir aber nicht zeigen können, inwiefern und wodurch diese Kraft verschieden stark sein kann, so bleibt eine solche Annahme mehr eine Ausflucht, als eine Erklärung. Überdies wäre sie auf die Verhältnisse beim Menschen nicht immer anwendbar, denn wenn z. B. die Ide einer bestimmten Mutter allgemein stärker waren, als die Ide des dazu gehörigen Vaters, so müssten alle Kinder des betreffenden Paares der Mutter nachschlagen; es kommt aber wohl nicht selten vor, dass das eine Kind vorwiegend dem Vater, das andere vorwiegend der Mutter gleicht. Überdies gehen ja die Ide gemäss der Continuität des Keimplasmas fortwährend aus männlichen in weibliche Individuen und umgekehrt über, und der Gedanke, das Geschlecht habe etwas mit der Stärke der Ide zu thun, wäre ein völlig verfehlter.

Aber, wie ich Ihnen früher schon sagte, einseitige Vererbung kommt auch bei der Vermischung von *Art*charakteren vor, in vollster Deutlichkeit bei den Pflanzen-Bastarden. So ist z. B. der Mischling aus den zwei Nelken-Arten Dianthus barbatus und Dianthus deltoides der letzteren Art viel ähnlicher, als der ersteren, oder der Mischling von den zwei bei uns wild wachsenden Arten des Fingerhutes, Digitalis purpurea und Digitalis lutea der letzteren Art viel ähnlicher, als der ersten.

Man könnte ja vermuthen wollen, dass bei diesen Kreuzungen die Normalziffer der *Ide* bei der einen Art viel grösser sei, als bei der anderen. Wir wissen, dass bei Thieren wenigstens Verschiedenheiten in der Normalziffer auch bei nahestehenden Arten vorkommen. Es

ist auch nicht unmöglich, dass dies in manchen Fällen wirklich die Ursache der verschiedenen Vererbungskraft zweier Arten ist. Dennoch dürfen wir uns dabei nicht beruhigen, denn erstens würde diese Ursache zur Erklärung der scheinbar einelterlichen Vererbung beim Menschen nicht anwendbar sein, da die Normalziffer der Ide bei ein und derselben Art, soviel wir wissen, streng eingehalten wird, und dann wären auch gewisse Vererbungserscheinungen bei den Pflanzen-Bastarden dadurch nicht erklärt.

Es kommt nämlich nicht nur häufig, sondern beinah immer vor, dass die verschiedenen Theile des Mischlings in verschiedenem Grade mehr dem einen oder dem anderen der Eltern nachfolgen, und dasselbe ist bei den Kindern des Menschen der Fall. Bei dem Bastard der zwei Arten von Taback, der Nicotiana rustica und paniculata, dessen ich vorhin schon als eines Beispiels von Mittelform zwischen beiden Eltern Erwähnung that, kommen schon solche Schwankungen vor, und zwar regelmässig bei allen Individuen des Mischlings. So steht die Kronenröhre in Bezug auf ihre Länge näher der paniculata, in Bezug auf ihre Weite aber näher der rustica. Manche Mischlinge erinnern in den Blättern mehr an die eine, in den Blüthen mehr an die andere Stammform. Ebenso kann bei einem Kinde der Schnitt der Augen väterlich, die Farbe der Iris aber mütterlich, die Nase mütterlich, der Mund väterlich sein — kurz, das Übergewicht in der Vererbung schwankt hin und her von Theil zu Theil, von Organ zu Organ, von Charakter zu Charakter, und das ist sogar die Regel, wenn auch diese Schwankungen oft unscheinbar sind.

Wenn wir nun an den früher von uns gefundenen und vor Allem durch die identischen Zwillinge bewiesenen Satz denken, dass mit der Befruchtung das Bild des Nachkommen bestimmt ist, so sollte man ein solches Schwanken der Vererbungsrichtung beinah nicht für möglich halten, denn das heisst doch, dass mit der einmal gegebenen Mischung der elterlichen Keimplasmen auch das Verhältniss der Vererbungsstärke beider Eltern in jedem Theil des Kindes ein für allemal und von vornherein festgestellt ist. Allein gerade die identischen Zwillinge bestätigen uns diese Schwankungen, denn auch bei ihnen überwiegt im einen Theil der Vater, im anderen die Mutter, und sie beweisen uns zugleich, dass diese Schwankungen nicht auf irgend welchen Zufälligkeiten der Entwicklung beruhen, sondern dass sie von der im Keimplasma des befruchteten Eies gegebenen Mischung der Vererbungssubstanzen genau vorgeschrieben und während der Ontogenese streng eingehalten werden.

Diese Thatsache aber kann ihre Erklärung nur darin finden, dass die Anlagen der verschiedenen Theile und Charaktere des Körpers in verschiedener Vererbungsstärke im Keimplasma der Eltern enthalten sind, und dies lässt sich von unserem Standpunkt aus sehr wohl verstehen, auch ohne dass wir etwas Neues ad hoc in unseren Theorie-Koffer (DELAGE) hineinthun.

Ich muss aber ein Wenig ausgreifen, um Ihnen das verständlich zu machen.

Wenn ich bei Gelegenheit der Pflanzen-Bastarde gesagt habe, »sämmtliche« Ide im Keimplasma einer Art müssten in Bezug auf die Artcharaktere gleich sein, so war das nicht genau gesprochen; bei ihrer Majorität, in vielen Fällen sogar bei der überwiegend grossen Majorität ihrer Ide muss das der Fall sein, aber nicht bei wirklich allen, wenigstens nicht unter der Voraussetzung, die wir machen, dass nämlich die Umwandlung der Arten unter der Leitung der Naturzüchtung sich vollzieht.

Rufen wir uns zurück, was wir über die umwandelnde Wirkung der Naturzüchtung früher schon feststellten, dass nämlich die von ihr geleiteten Veränderungen nie weiter gehen können, als deren Nützlichkeit reicht, so wird es uns klar werden, dass von den vielen Iden, welche das Keimplasma der Art ausmachen, zunächst nur soviele umgewandelt werden, als nöthig sind, um den veränderten Charakter hervorzurufen. Gerade wie die schützende Ähnlichkeit eines Insektes mit einem Blatt zwar sehr hoch gesteigert werden kann, aber niemals eine vollkommene wird, weil die unvollkommenere schon genügt zur Täuschung der Verfolger, geradeso also wie hier der Züchtungsprozess zum Stillstand kommt, weil die Individuen, welche eine noch höhere Blattähnlichkeit an sich trügen, doch nicht besser vor dem Untergang geschützt wären, als die anderen, ganz ebenso werden bei der Umwandlung einer Art nicht gleich sämmtliche Ide die Umwandlung eingehen müssen, wenn eine Majorität derselben schon genügt, um der überwiegenden Mehrzahl der Individuen die gewünschte Veränderung aufzuprägen. Nun kann es ja geschehen, dass bei der Reduktion der Ide in der Keimzellen-Bildung eine Id-Combination mit lauter oder doch fast lauter unveränderten Iden in einer Keimzelle sich zusammenfindet, und wenn dann eine solche Samenzelle mit einer ähnlich konstituirten Eizelle zusammentrifft, so muss daraus ein Individuum der alten Art hervorgehen. Dieses aber muss — der Voraussetzung nach — den umgewandelten Individuen nachstehen im Kampf ums Dasein, also darin

untergehen, und deshalb wird allmälig die Zahl der nicht umgewandelten Ide im Keimplasma der Art kleiner werden; doch erfolgt das offenbar sehr langsam, wie wir aus den Erscheinungen des Rückschlags schliessen dürfen, von denen ich später noch sprechen werde.

Was nun aber für die Ide gilt, das gilt auch für ihre Bestandtheile, die Determinanten, und das ist, — wenn ich nicht irre — das Entscheidende für die Erklärung des Wechsels der Erbnachfolge in den Theilen des Kindes.

Nach unserer Voraussetzung wirken ja die Ide als Ganze überhaupt nicht bestimmend auf die Zelle, nicht einmal in den Keimzellen, deren histologische Differenzirung zu weiblichen oder zu männlichen Zellen nur auf der Beherrschung durch spezifische Geschlechtszellen-Determinanten beruhen kann. Es sind eben die einzelnen Determinanten der Ide das Bestimmende, und Umwandlungen der Art werden zwar in einem allgemeineren Sinn wohl auf Umwandlung der Ide beruhen, aber diese braucht keineswegs immer in einer Veränderung aller Determinanten des Ids zu bestehen. Wenn z. B. zwei Schmetterlings-Arten, Lycaena Agestis in Deutschland und Lycaena Artaxerxes in Schottland sich nur dadurch voneinander unterscheiden, dass der schwarze Fleck auf der Flügelmitte von Agestis bei der Varietät Artaxerxes milchweiss ist, so kann in den Iden des Keimplasmas keine andere Determinante verschieden sein, als diejenige, welche diesen Fleck bestimmt. In einer Majorität der Ide von Artaxerxes müssen die Determinanten dieser Stelle umgewandelte, sagen wir »milchweisse« sein. Diese Majorität wird sehr langsam zunehmen, wenn die weisse Farbe des Flecks ohne hervorragenden Nutzen für die Erhaltung der Art ist, aber sie wird dennoch, wie wir vorhin sahen, allmälig, wenn auch wohl ungeheuer langsam zunehmen müssen durch die Ausmerzung solcher Individuen, deren Keimplasma durch die Reduktionstheilung zufällig einmal eine Majorität von Iden mit alten, unveränderten Determinanten bekommen hat, und welche dadurch auf die Stammform zurückschlugen. Das wird geschehen, sobald der neue Charakter einen, wenn auch nur geringen Nutzen für die Erhaltung der Art hat.

Nun wird aber bei den meisten Umwandlungen von Arten eine ganze Anzahl von Theilen und Charakteren gleichzeitig oder kurz nacheinander verändert, in vielen Fällen fast alle Einzelheiten des Baues, und dann müssen also fast alle Determinanten des Keimplasmas verändert worden sein. Es ist aber durchaus nicht anzunehmen, dass die gleichnamigen, z. B. die Determinanten K in allen Iden

verändert werden[1], und vor Allem nicht, dass die Determinanten verschiedener Charaktere oder Körpertheile, z. B. die Determinanten *L*, *M* oder *N* alle in gleich vielen Iden zur Abänderung gelangen müssten. Vielmehr wird es von zwei Momenten abhängen, ob ein neuer Charakter in einer geringen oder einer sehr grossen Majorität von Iden als abgeänderte Determinante enthalten ist: einmal vom Alter des Charakters, und dann von seinem Werth für die Erhaltung der Art. Je wichtiger eine Abänderung für die Art ist, um so häufiger gibt sie den Ausschlag über Leben und Tod des Individuums, um so schärfer werden die anderen ausgemerzt, um so mehr also schwinden diejenigen Individuen, in deren Keimplasma noch eine Majorität nichtabgeänderter Determinanten dieses Charakters enthalten sind. Dadurch aber müssen dieselben auch im Keimplasma der Übrigen von Generation zu Generation zu einer immer kleineren Minorität herabsinken.

So werden also in den Iden einer irgendwie umgewandelten Art, und das heisst nichts Anderes, als einer jeden Art, die gleichnamigen Determinanten in sehr verschiedenem Procentsatz umgewandelt sein. Ein sehr moderner und zugleich nicht sehr wichtiger Charakter *K'* wird nur in einer kleinen Majorität von Iden enthalten sein, während in den übrigen Iden statt seiner noch die ursprüngliche gleichnamige Vorfahren-Determinante *K* enthalten ist; ein älterer, wenn auch nicht sehr viel wichtigerer Charakter *M'* muss seine Determinanten schon in einer grösseren Majorität der Ide haben, während ein Charakter von entscheidender Bedeutung *V'* für die Erhaltung der Art, wenn er wenigstens lange genug schon eingeführt ist, in fast allen Iden vertreten sein wird, so dass die gleichnamige unveränderte Determinante der Stamm-Art *V* nur noch hier und da in einem der Ide sich erhalten haben kann.

Wenn diese Schlussfolgerung zutrifft, dann erklären sich viele Vererbungs-Erscheinungen, vor Allem der mit der Befruchtung schon streng vorgeschriebene Wechsel der Erbnachfolge in den Theilen des Kindes. Denn es enthält ja dann das Keimplasma schon von vornherein jede Determinanten-Art in verschiedenen Nüancen und zwar in bestimmtem Zahlen-Verhältniss. Bei einer Pflanze *N'* z. B. sei *Ba'* die Determinante der modernen Blattform und finde

---

[1] Unter »gleichnamigen oder homologen« Determinanten verstehe ich die Determinanten verschiedener Ide, welche den gleichen Theil bestimmen, z. B. also die Schuppen jener Flügelstelle von Lycaena Agestis, von der oben schon die Rede war und gleich noch näher gesprochen werden soll.

sich in 22 von den 24 Iden des Keimplasmas vor, während die zwei übrigen Ide noch die alte Blattform-Determinante *Ba*, welche die Stammform *N* besass, unverändert mitführt. Die Blume von *N'* sei noch jüngeren Ursprungs und enthalte die moderne Blumen-Determinante *Bl'* nur in 16 von den 24 Iden, während in den übrigen 8 Iden noch die alte Blumen-Determinante *Bl* der Stammform *N* sich erhalten habe. Setzen wir nun den Fall, eine andere, naheverwandte Art *P'* habe umgekehrt eine erst vor kürzerer Zeit umgewandelte Blatt- aber eine sehr alte Blumenform, so etwa, dass erstere in nur 16 Iden durch Blatt-Determinanten *ba'*, letztere dagegen in 22 Iden durch Blumen-Determinanten *bl'* vertreten sei, so lässt sich einsehen, dass bei einer Kreuzung der beiden Arten trotz der gleichen Ide-Zahl des Keimplasmas doch die Blätter des Mischlings mehr der Stammart *N*, die Blumen mehr der Stammart *P* nachschlagen müssen; ja es ist sogar denkbar, dass in einem solchen Fall die numerisch stark überwiegenden Blatt-Determinanten von *N*, und die ebenso überwiegenden Blumen-Determinanten von *P* den viel weniger zahlreichen gleichnamigen Determinanten der anderen Art gegenüber gewissermassen eine geschlossene Phalanx bilden, deren in ganz bestimmter Richtung wirkenden Kraft die Anderen Nichts anhaben können, sondern einfach zur Wirkungslosigkeit verurtheilt sind.

Wie wir uns das vorstellen wollen oder können, ist eine Frage, die natürlich nur sehr hypothetisch beantwortet werden kann, und die überdies in das Gebiet der Grund-Erscheinungen des Lebens hineinführt, mit deren Erklärung wir es hier nicht zu thun haben wollen. Wir haben das Leben als eine chemisch-physikalische Erscheinung einstweilen angenommen, und die tiefere Erklärung desselben einer fernen Zukunft zugeschoben, um uns einstweilen auf die Lösung des Vererbungsproblems auf Grundlage der Kräfte der Lebenstheilchen zu beschränken. Immerhin aber dürfen wir vermuthen, dass eine Art von Kampf der verschiedenen Arten von Biophoren miteinander in der Zelle stattfinden wird, wenn die gleichnamigen Determinanten sämmtlicher Ide zur Bestimmung der Zelle in diese eingetreten sind.

Dieser Kampf wird in vielen Fällen durch die numerische Überlegenheit der einen Determinanten-Art über die andere entschieden werden, es ist aber gewiss auch denkbar, dass dabei dynamische Unterschiede mitspielen.

Doch stehen wir davon ab, in das Dunkel dieser Vorgänge noch weiter eindringen zu wollen, und begnügen uns damit, festzu-

stellen, dass das Überwiegen des einen Elters in einzelnen oder vielen Theilen des Kindes ein fast oder ganz vollständiges sein kann, und dass dies deshalb zu der Annahme zwingt, die Vererbungssubstanz des anderen Elters werde in solchen Fällen unwirksam gemacht — weil wir ja wissen, dass sie vorhanden ist — denn die Ide beider Eltern gehen alle durch die ganze Ontogenese hindurch, und sind alle in jeder Körper-Zelle enthalten.

Auf diesem Kampf der gleichnamigen Determinanten muss die Möglichkeit der gänzlichen Unterdrückung oder Ausschaltung des Einflusses des einen Elters überhaupt, die ganze grosse Mannichfaltigkeit in der Mischung des kindlichen Körpers aus väterlichen und mütterlichen Vererbungsstücken beruhen. Daraus erklärt es sich, wie es kommt, dass nicht nur ganze Körpertheile des Kindes, wie Arme, Beine, die Beschaffenheit der Haut, die Form des Schädels theils dem Vater, theils der Mutter ganz oder doch vorwiegend nachfolgen können, sondern wie auch die einzelnen Unterabtheilungen eines komplizirten Organs theils mehr mütterlich, theils mehr väterlich ausfallen, wie z. B. der Verstand von der Mutter, der Wille vom Vater, musikalisches Talent vom Vater, zeichnerisches von der Mutter vererbt in demselben Kinde sich zusammenfinden können. Ich zweifle nicht, dass das Genie zum grossen Theil auf einer glücklichen Vereinigung solcher geistiger Erbstücke der Vorfahren in einem Nachkommen beruht. Es muss freilich immer noch Etwas hinzukommen, nämlich die Steigerung einzelner dieser Erbstücke, wovon später noch die Rede sein wird.

Aber bei diesen Mischungen von Erbstücken kommen nicht blos die unmittelbaren Vorfahren, die Eltern in Betracht, sondern auch die weiter zurückliegenden. Nicht wenige Charaktere des Kindes finden sich bei Keinem der Eltern, wohl aber bei einem der Grosseltern, und ihr Wiedererscheinen beruht auf dem sog. »Rückschlag«.

Lassen Sie uns auch diese Erscheinung etwas näher betrachten und untersuchen, ob und wie weit sie sich durch unsere Theorie verstehen lässt.

Die einfachsten und klarsten Fälle bieten wieder die Pflanzenmischlinge dar. Es kommt z. B. vor, dass der Mischling aus zwei Arten, wenn er mit eigenen Pollen bestäubt wurde, Nachkommen hervorbringt, von denen einige blos der einen Stammart gleichen: also ein Rückschlag auf einen der Grosseltern. Die Erklärung liegt in der verschiedenen Art, wie die Reduktionstheilung ausgeführt werden

kann; erfolgt sie derart, dass alle väterlichen Ide des Bastards von den mütterlichen getrennt werden, dann erhalten wir Keimzellen, welche denen der Grosseltern gleich sind, d. h. solche der Stammarten, die also, wenn sie sich zufällig in Amphimixis vereinigen, einen reinen Sprössling der einen oder der anderen Stammart liefern müssen. Der Fall kommt aber selten vor, und auch das ist nach der Theorie begreiflich, weil sie freie Combination der Ide (oder der ganzen Chromosomen-Stäbchen wenigstens) bei der Reduktion annimmt, bei welcher also alle anderen möglichen Id-Combinationen ebenso häufig vorkommen können, als diese. Dazu kommt noch der Umstand hinzu, dass ein solcher Rückschlag noch weiter den Zufall des Zusammentreffens derselben Id-Combination in einer weiblichen und einer männlichen Keimzelle erfordert.

Auch beim Menschen werden wir Rückschlag auf den Grossvater so zu erklären haben, dass die das Bild desselben bestimmende Idgruppe zwar auch in derjenigen seiner Keimzellen, aus welcher der Vater hervorging enthalten war, aber dort nicht zur Herrschaft über das Bild desselben gelangen konnte, weil ihr eine mächtigere Idgruppe in der grossmütterlichen Keimzelle gegenüberstand. Wenn sie dann später bei der Reduktionstheilung der Keimzellen des Vaters wieder vollzählig in eine der Spermazellen gelangt, so wird sie das Bild des Kindes, d. h. der dritten Generation vorwiegend bestimmen können, falls die Eizelle, mit der sie sich verbindet, eine schwächere Idgruppe enthält.

In dem Fall der Pflanzenbastarde sind die bezeichneten Rückschläge nur in einem weiteren Sinn als solche zu bezeichnen, denn die Ahnencharaktere sind schon im Elter sichtbar enthalten, wenn auch gemischt mit denen des anderen Elters. Beim Menschen braucht dies nicht so zu sein, und es gibt gewiss Fälle, in denen ein oder viele Charaktere des Grosselters im Kinde wieder auftauchen, welche im Elter nicht sichtbar, also nur latent in dessen Keimplasma enthalten waren. Es gibt aber auch Rückschläge auf viel weiter zurückliegende Ahnen, also auf Charaktere und Gruppen von Charakteren, die seit vielen Generationen nicht mehr sichtbar gewesen waren, und deren Hervortreten nur durch die Annahme erklärt werden kann, dass gewisse Gruppen von Vorfahren-Determinanten im Keimplasma mitgeführt wurden, zu gering an Zahl, um für gewöhnlich die betreffenden Charaktere hervorrufen zu können. Solche vereinzelte Determinanten können aber unter Umständen dadurch verstärkt werden, dass zwei Keimzellen in Amphimixis zusammentreffen, welche

beide kleine Gruppen derselben enthalten, denn nun summiren sie sich, und gewinnen dadurch bestimmenden Einfluss. Auch hier spielen die Zufälle der Reduktionstheilung eine Rolle, indem sie die alten unveränderten Vorfahren-Determinanten, welche, wie wir sahen, im Keimplasma jeder Art auf lange Generationsfolgen hinaus sich erhalten können, zusammenführen. Das allein wird freilich nur dann genügen, um Rückschlag hervorzurufen, wenn die Stammart-Determinanten noch einigermassen reichlich im Keimplasma enthalten sind. Ist dies nicht mehr der Fall, so muss noch etwas Anderes hinzukommen, nämlich die relative Schwäche der modernen Determinanten.

Werden zwei weissblühende Arten von Stechapfel, Datura ferox und laevis miteinander gekreuzt, so entsteht ein Bastard mit blau-violetten Blumen und braunen statt grünen Stengeln. Dies ist schon von DARWIN als Rückschlag auf violett-blühende beiderseitige Stammarten aufgefasst worden, wie es denn heute noch eine ganze Schaar von Datura-Arten mit violetten Blumen und braunen Stengeln gibt. Bei der Kreuzung weisser Datura-Arten findet nun der Rückschlag jedesmal statt, nicht nur hier und da, und wir werden daraus schliessen dürfen, dass in diesen beiden Arten noch eine so starke Beimischung von denselben unveränderten Vorfahren-Iden enthalten sind, dass sie bei Kreuzungen stets den Iden der beiden modernen Arten überlegen sind an Kraft, wenn auch gewiss nicht an Zahl. Und diese Überlegenheit muss wieder darauf beruhen, dass gleiche Determinanten desselben Theils sich in ihrer Wirkung summiren, ungleiche aber nicht.

Aus diesem Grunde werden Rückschläge auf entfernte Vorfahren so leicht bei Kreuzungen von Arten und Rassen vorkommen, während sie bei der internen Fortpflanzung einer Art sehr selten sind. Die Rückschläge der Tauben-Rassen auf ihre wilde Stammart die schieferblaue Felsentaube, erfolgt, wie DARWIN gezeigt hat, und wie wir früher besprochen haben, niemals bei reiner Züchtung einer Rasse, sondern immer nur, wenn zwei oder mehrere Rassen wiederholt miteinander gekreuzt werden. Aber auch dann keineswegs immer, sondern nur dann und wann. Es müssen also im Keimplasma der Rassen noch Felsentauben-Ide enthalten sein, aber in geringer und natürlich von Individuum zu Individuum wechselnder Anzahl. Erhöht sich nun durch glückliche Reduktionstheilung und Zusammentreffen einer an Stamm-Iden reicheren Samen- mit einer ebensolchen Eizelle die Zahl dieser Stammes-Ide soweit, dass sie der Zahl moderner Rassen-Ide, welche jede einzelne der kopulirenden Keimzellen

enthält, überlegen ist, so bestimmen die Stammes-Ide die Ontogenese, und Rückschlag tritt ein, denn die Stammes-Ide summiren sich zu einer Gesammtwirkung, während die Ide der zwei Eltern-Rassen verschieden sind, und deshalb soweit, als sie das sind, sich nicht in ihrer Wirkung summiren können. Dass sie das aber nicht immer in allen ihren Determinanten zu sein brauchen, sondern meist nur in einigen oder vielen Determinanten-Gruppen, versteht sich von selbst und daraus folgt, dass der Rückschlag sich nicht auf alle, sondern nur auf bestimmte Charaktere bezieht, also bei den Datura-Bastarden hauptsächlich auf die Farbe der Blumen und des Stengels, bei den Tauben-Rassen-Mischlingen vor Allem auf Farbe und Zeichnung des Gefieders.

Viel weiter zurück in der Stammesgeschichte der Arten gehen die durch DARWIN berühmt gewordenen Rückschläge der Pferde und Esel auf gestreifte Vorfahren, denn während wir die Stammform der Haustauben in der noch heute lebenden wilden Felsentaube kennen, ist die gemeinsame Stammform der Pferde und Esel ausgestorben, und wir können nur vermuthen, dass sie zebraartig gestreift war, weil eben solche Streifung selbst bei reinen Pferden und reinen Eseln wenigstens in der Jugend zuweilen vorkommt, freilich nur noch an den Beinen, und weil dieselbe Streifung oft in sehr starker Ausprägung bei dem Mischling aus Pferd und Esel, dem Maulthier, auftritt. In Italien, wo Einem Hunderte von Maulthieren vor die Augen kommen, findet man die Streifung nicht gerade häufig aber doch etwa bei Zweien von Hundert, während sie in Nordamerika weit häufiger sein soll. Das Keimplasma der Pferde und der Esel muss also in wechselnder Zahl Ide enthalten, deren Hautfarben-Determinanten zum Theil noch unveränderte Vorfahren-Charaktere repräsentiren. Bei günstigem Zusammentreffen zweier Keimzellen bei der Befruchtung, denen beiden durch günstige Reduktionstheilung eine relativ grosse Anzahl solcher Ide zugetheilt wurde, bildet sich eine relative Majorität derselben in der befruchteten Eizelle gegenüber den ungleichen und daher sich gegenseitig aufhebenden gleichnamigen Determinanten von Pferd und Esel, und der Rückschlag auf die Streifung der Stammform tritt ein.

Schon an diesen Fällen von Rückschlag erkennen wir, auf wie lange Generationsfolgen hinaus alte unveränderte Stammes-Determinanten sich im Keimplasma zu erhalten vermögen. Noch bedeutend tiefer in die dunkle Vorgeschichte der heutigen Arten führen aber die Beobachtungen über dreizehige Pferde, wie deren der Paläontologe

Marsh eine kleine Zahl in der Litteratur nachwies, ein einziges auch lebend beobachten konnte. Schon Julius Caesar hat ein Pferd besessen, dessen dreizehige Füsse einen Rückschlag auf die Pferde der Tertiärzeit, Mesohippus, Miohippus und Protohippus oder Hipparion darstellten; denn alle diese Gattungen besassen neben der starken mittleren Zehe noch zwei schwächere und kürzere Seitenzehen.

Im Keimplasma unserer heutigen Pferde müssen also noch in einzelnen Iden die Determinanten des Vorfahren-Fusses stecken, die nach längeren Folgen günstiger Reduktionstheilungen verbunden mit günstigen Befruchtungs-Zufällen zu einer Majorität derselben, und damit zum Wiederauftauchen so lange unter die Bildfläche der Art untergetauchter Charaktere führen können.

Ich will nicht weiter fortfahren in der Besprechung der Vererbungserscheinungen; ein genaueres Eingehen auf die eben kurz berührten Erscheinungen des Rückschlags, wie ich dies in meinem Buch »Das Keimplasma« vor zehn Jahren gethan habe, könnte nicht ohne kritische Abwägung einer ziemlichen Menge ganz neu errungener und unter sich nicht immer zusammenstimmender Thatsachen geschehen, die noch nicht einmal vollständig vorliegen. Das Jahr 1900 hat die Untersuchungen dreier Botaniker de Vries, Correns und Tschermak gebracht, welche durch Kreuzungsversuche mit verschiedenen Erbsen- und Levkojen-Sorten Licht in die Vererbungserscheinungen und damit in die wirklichen Vorgänge im Keimplasma bei der Reduktionstheilung zu bringen suchen. Man hat dabei die Entdeckung gemacht, dass ähnliche Versuche schon 1866 veröffentlicht worden waren, und zwar von dem Brünner Abt Gregor Mendel, der damals schon zu einem Gesetz oder einer Regel gekommen war, die man nun nach ihm die Mendel'sche Regel nennt. Correns zeigt indessen, dass diese Regel, obgleich in gewissen Fällen richtig, doch keineswegs in allen gilt, und so werden wir die Einarbeitung dieses neuen Materials in unsere Theorie solange verschieben müssen, bis eine noch bedeutend mannichfaltigere Basis von Thatsachen durch die Botaniker geschaffen sein wird. Von den Zoologen ist in dieser Frage weniger zu hoffen wegen der fast unüberwindlichen Schwierigkeiten, welche sich einer längeren Reihe von Kreuzungsversuchen bei Thieren entgegenstellen. Ich habe selbst dergleichen wiederholt versucht, musste aber jedesmal wieder davon abstehen, sei es, weil die Kreuzung selbst zu selten gelang, sei es, weil die Bastarde sich nicht oder mangelhaft unter sich fortpflanzten, oder weil die unterscheidenden Charaktere der gekreuzten Rassen sich zu wenig zäh und charakteristisch erwiesen.

Immerhin würde es eine schöne Aufgabe für zoologische Gärten sein, dergleichen Versuche von den Gesichtspunkten der Keimplasmatheorie aus zu unternehmen, und ihr Gelingen würde ein um so werthvolleres Material für die Beurtheilung der Theorie bilden, als eben aus den Versuchen an Pflanzen schon hervorgeht, dass die Vorgänge der Vererbung mannichfaltig sind, und keineswegs auf allen Gebieten in genau der gleichen Weise verlaufen.

So habe ich 1892 für meine Theorie die Annahme gemacht, dass die Reduktionstheilung nach den Gesetzen des Zufalls erfolge, dass also jede Kombination von Iden gleich häufig einträte, und diese Annahme scheint sich durch die erwähnten Versuche der Botaniker insoweit zu bestätigen, als dort bei der Kreuzung von Bastarden miteinander jede Kombination von Merkmalen gleich häufig vorkam. Dagegen scheint in gewissen Fällen die Spaltung des Keimplasmas bei der Reduktionstheilung so zu erfolgen, dass die Id-Gruppen der beiden Eltern glatt voneinander getrennt werden; so bei den Levkojen-Bastarden von CORRENS. Schwerlich wird dies sich überall so verhalten, allein nur weitere Thatsachen können darüber entscheiden und können uns lehren, in welcher Weise die Theorie abgeändert werden müsste, wenn es dennoch so wäre.

Xenien.

Ehe ich diesen Vortrag schliesse, möchte ich noch kurz eine Erscheinung berühren, welche schon DARWIN kannte und durch seine Pangenesis-Theorie zu erklären suchte, welche aber später für allzu unsicher beobachtet galt, als dass man ihre theoretische Begründung hätte versuchen mögen, zumal sie allen unseren Vorstellungen über Vererbungs-Substanz und deren Wirkungen zu widersprechen schien. Ich meine die Erscheinung, welche die Botaniker mit dem hübschen Namen der Xenien (Gastgeschenke) belegt haben, und welche darin besteht, dass bei Kreuzungen von zwei verschiedenen Pflanzenrassen die Charaktere der männlichen Art nicht blos in der neuen jungen Pflanze sich zeigen, sondern schon im Samenkorn, so dass also vom Pollenschlauch aus eine Übertragung väterlicher Eigenschaften auf die Mutter, nämlich auf die »Gewebe der mütterlichen Frucht« stattzufinden scheint. In Kolben von gelbkörnigem Mais (Zea) sollten nach Bestäubung der Blüthe mit dem Pollen einer blausamigen Maissorte blaue Körner unter den gelben auftreten, und ähnliche Beobachtungen an einigen anderen Kulturpflanzen liegen schon

seit mehr als einem halben Jahrhundert vor. So soll die Bestäubung der Narbe grüner Traubensorten mit dem Pollen einer dunkelblauen Sorte die daraus hervorgehenden Beeren öfters dunkelblau gefärbt haben u. s. w.

DARWIN nahm diese Beobachtungen für richtig an und suchte sie durch eine Auswanderung seiner »Keimchen« aus der befruchteten Eizelle in das umgebende Gewebe der Mutterpflanze zu erklären. Seine Erklärung war nicht die richtige, wie wir heute bestimmt sagen dürfen, aber darin hatte er doch Recht, dass die Xenien wirklich vorkommen, sie beruhen nicht, wie wohl die meisten modernen Botaniker glaubten, auf Täuschung. Auch ich selbst wollte erst weitere thatsächliche Belege abwarten, ehe ich die »Xenien« als etwas wirklich Vorkommendes in Übereinstimmung mit meinen theoretischen Vorstellungen zu bringen versuchte, und man wird mir dies nicht verargen können, wenn man bedenkt, in wie grellem Widerspruch diese Xenien mit den Grundlagen der Keimplasmatheorie zu stehen schienen. Beruht dieselbe doch gerade auf einer bestimmten festen Struktur der Keimsubstanz, welche im Innern des Kerns in Gestalt von Chromosomen liegt, und kann doch dieses Keimplasma in keiner anderen Weise von einer Zelle in eine andere gelangen, als durch Zell- und Kerntheilung; wie sollte es also aus der befruchteten Eizelle in die Zellen des Endosperms kommen können, die gar nicht aus dieser ihren Ursprung nehmen, sondern aus anderen Zellen des Embryosacks? In der That haben mir denn auch einige Gegner die Xenien geradezu als eine Widerlegung meiner Theorie entgegengehalten.

Dass nun die Xenien wirklich vorkommen, wird durch umfassende und zugleich höchst sorgfältige Versuche dargethan, welche C. CORRENS in den letzten Jahren mit Zea Mais angestellt hat; man braucht blos die schönen Abbildungen durchzugehen, welche dieser Forscher seiner Abhandlung beigegeben hat, um sich zu überzeugen, dass an Maiskolben, deren Blüthen mit dem Pollen einer fremden Rasse bestäubt worden waren, mehr oder weniger zahlreiche Körner die Farbe der väterlichen Rasse meist in Mischung mit der mütterlichen aufweisen. So zeigen die Kolben der Rasse alba, welche durch Befruchtung mit der Rasse cyanea entstanden waren, zwar eine Überzahl von weissen Körnern, aber zwischen ihnen auch eine geringere Zahl von blauen, und der umgekehrte Versuch, also Bestäubung der cyanea mit Pollen der alba ergibt Kolben, in denen zwischen einer Mehrzahl blauer eine Minderzahl weisser Körner sitzt. Aber stets ist

es nur die den Embryo einschliessende Nahrungsschicht, das Endosperm, welches Charaktere der väterlichen Art erkennen lässt, und nicht einmal die das Samenkorn umschliessende Schalenhaut zeigt irgend Etwas davon, sie ist vielmehr immer rein mütterlich. So tragen die Kolben verschiedener Rassen mit blassgelber Schalenhaut, wenn sie mit dem Pollen der Rasse rubra bestäubt werden, niemals rothe Körner, wie diese, sondern immer solche mit blassgelber Schale, bei dem umgekehrten Versuch aber, z. B. bei der Bestäubung der rothschaligen Rasse rubra mit dem Pollen von vulgata werden alle Körner roth, wie die der mütterlichen Rasse und der Einfluss

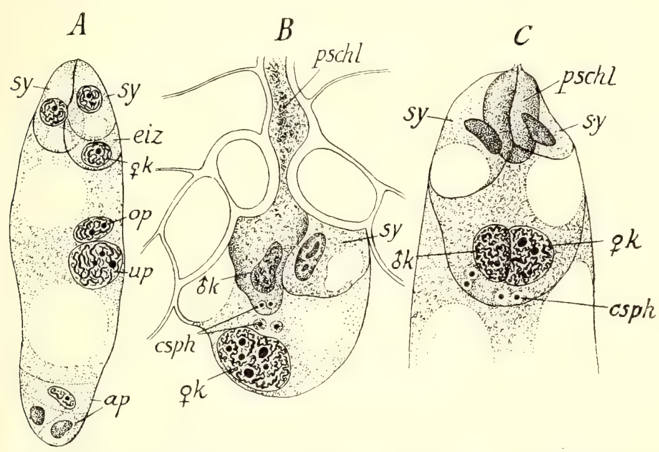


Fig. 82 (wiederholt). Befruchtungsvorgang bei der Lilie, Lilium Martagon nach GUIGNARD. *A* Der Embryosack vor der Befruchtung, *sy* Synergiden, *eiz* Eizelle, *op* und *up* oberer und unterer Polkern. *ap* Antipoden. *B* Das obere Stück des Embryosacks, in den der Pollenschlauch (*pschl*) eingedrungen mit dem männlichen Geschlechtskern (♂*k*) und seiner Centrosphäre, darunter die Eizelle mit ihrer (ebenfalls doppelten) Centrosphäre (*csph*). *C* Rest des Pollenschlauchs (*pschl*); die beiden Geschlechtskerne aneinander liegend. Starke Vergrösserung.

der väterlichen zeigt sich erst, wenn man die stark rothe Schale entfernt, so dass die kräftig gelbe Farbe des Endosperms hervortritt, welches bei der reinen mütterlichen Rasse weiss ist.

Der geheimnissvolle Einfluss des Pollens geht also nie über das Endosperm hinaus und das Räthsel dieses Einflusses ist bereits in unerwarteter Weise gelöst, ja es war bereits gelöst, ehe die neuen Untersuchungen von CORRENS die Existenz der Xenien sicher festgestellt hatten, und zwar durch neue Aufschlüsse über die Vorgänge bei der Befruchtung der Blüthenpflanzen.

Man wusste schon lange, dass der Pollenschlauch nicht blos

einen generativen Kern enthält, sondern deren zwei, die durch Theilung aus einem hervorgehen. Was aber bisher unbekannt geblieben, war, dass nicht blos der eine von diesen in den Embryosack eindringt, um in Amphimixis mit der Eizelle zu treten, sondern dass auch der andere hineingelangt, und dann dort mit den beiden Kernen verschmilzt, welche als oberer und unterer Polkern schon längst bezeichnet werden (Fig. 82, *op* u. *up*). NAWASCHIN und GUIGNARD wiesen nach, dass diese beiden Kerne mit dem zweiten männlichen Kern verschmelzen, dass also zwei Akte von Amphimixis im Embryosack ihren Ablauf nehmen, aus deren einem der Embryo hervorgeht, während aus dem zweiten nichts Anderes als das Endosperm wird, die Nahrungsschicht, welche den Embryo umgibt, deren Entstehung aus den »Polkernen« man schon früher erkannt hatte.

Damit ist denn das Räthsel der Xenien der Hauptsache nach gelöst; wir verstehen, wieso väterliche Anlagen in das Endosperm gelangen können, ja regelmässig dahin gelangen müssen, wir verstehen auch, warum der väterliche Einfluss nie über das Endosperm hinausgeht. Damit ist nicht nur ein Räthsel gelöst, sondern zugleich der Ansicht, welche ein festes Keimplasma annimmt, und dasselbe in der Kernsubstanz der Keimzellen zu erkennen glaubt, eine weitere Stütze gegeben, falls sie einer solchen noch bedürfen sollte, denn die natürliche Einordnung scheinbar widersprechender Thatsachen in eine Theorie bildet wohl noch ein stärkeres Argument für ihre Richtigkeit, als ihr Vermögen, solche Thatsachen zu erklären, die bei ihrem Aufbau mitgewirkt haben.

Es wäre wohl noch Manches über die Xenien zu sagen, und ich bin gewiss, dass noch viel Interessantes durch weitere Vertiefung in die Einzelheiten der Erscheinungen aufgedeckt werden wird; auch theoretische Schwierigkeiten werden noch zu überwinden sein, auf deren eine ich schon in meinem »Keimplasma« hingewiesen habe, doch muss ich es hier bei dem Gesagten bewenden lassen.

Wir haben nun für den Zweck dieser Vorträge einen hinreichend grossen Theil der Vererbungserscheinungen an uns vorüberziehen lassen und ihre Einordnung in die Theorie versucht. Wenn auch naturgemäss Vieles dabei hypothetisch bleiben musste, so werden Sie doch die folgende Reihe von Sätzen als gut begründet annehmen

dürfen: es gibt eine Vererbungssubstanz, das Keimplasma; sie ist in sehr minimaler Menge in den Keimzellen und zwar in den Chromosomen des Kerns derselben enthalten und besteht aus Anlagen oder Determinanten, welche in vielfacher Neben- und Übereinanderordnung einen äusserst komplizirten Bau bilden: das Id. In jedem Kern sind mehrere, oft auch viele Ide enthalten, und zwar wechselt die Zahl der Ide mit der Art, und ist für jede Art eine bestimmte. Die Ide des Keimplasmas einer jeden Art haben sich historisch entwickelt, und leiten sich vom Keimplasma der vorhergehenden Artenkette des Stammbaums ab; deshalb können Ide niemals selbstständig neu entstehen, sondern immer nur durch Vermehrung von schon vorhandenen Iden.

Kehren wir nun, ausgerüstet mit diesen Erkenntnissen zurück zu unserem Ausgangspunkt, zur Untersuchung, ob das LAMARCK'sche Umwandlungs-Prinzip der Vererbung funktioneller Abänderungen beibehalten oder verworfen werden muss.

XXIII. Vortrag.

Prüfung der Hypothese einer Vererbung funktioneller Abänderungen.

Meine Herren! Sie wissen schon aus einem früheren Vortrag, dass DARWIN die LAMARCK'sche Annahme einer Vererbung funktioneller Anpassungen beibehielt, und um Ihnen klar zu machen, welche theoretische Schwierigkeiten einer solchen Annahme im Weg stehen, ist es vielleicht am einfachsten, wenn ich Ihnen zeige, auf welche Weise DARWIN dieses Prinzip theoretisch als denkbar, als möglich hinzustellen versucht hat.

Er als der Erste ersann eine Vererbungs-Theorie, die den Namen einer Theorie verdient, indem sie nicht nur ein flüchtig hingeworfener Gedanke, sondern ein wenn auch nur skizzirter Versuch einer Durcharbeitung dieses Gedankens ist. Seine »Pangenesis«-Theorie nimmt an, dass Zellen aus besonderen Keimchen entstehen, gemmules, welche von unendlicher Kleinheit sind, und von welchen eine jede Zelle während ihres Daseins ungezählte Schaaren in sich hervorbringt. Jedes dieser Keimchen kann einer Zelle den Ursprung geben, welche der gleicht, in der sie selbst entstand, aber nicht jederzeit, sondern nur unter bestimmten Bedingungen, dann nämlich, wenn sie »in diejenige Zelle gelangt«, welche derjenigen, die sie hervorzubringen hat, »in der Reihe der Entwicklung vorausgeht«. DARWIN nennt dies eine »Wahlverwandtschaft« jedes Keimchens für diese eine besondere Zelle. So entstehen also vom Beginn der Ontogenese an

in jeder Zelle Schaaren von Zellenkeimchen, von denen jede virtuell eine spezifische Zelle repräsentirt. Diese Keimchen bleiben aber nicht, wo sie entstanden, sondern sie wandern aus ihrem Entstehungsort heraus in den Blutstrom und werden zu Myriaden von diesem in alle Theile des Körpers geführt. So gelangen sie auch zu den Ovarien und Spermarien und zu den in ihnen gelegenen Keimzellen, dringen in diese ein und häufen sich in ihnen an, so dass die Keimzellen im Laufe des Lebens die Keimchen aller Arten von Zellen, die je im Organismus aufgetreten sind, in sich enthalten müssen, und zugleich auch alle Veränderungen, die etwa durch äussere oder innere Einflüsse durch Übung, oder durch Vernachlässigung eines Theils an ihnen eingetreten sein können.

Auf diese Weise also suchte DARWIN den Keimzellen die Fähigkeit zu ertheilen, auch diejenigen Veränderungen bei ihrer Entwicklung wieder hervorzubringen, welche das Individuum während seines Lebens in Folge äusserer Einwirkungen oder funktioneller Einflüsse eingegangen war.

Ich verzichte auf eine Widerlegung der dabei gemachten Annahmen; die Unwahrscheinlichkeiten und die Widersprüche gegen die Thatsachen sind so gross, dass ich sie nicht hervorzuheben brauche; die Theorie zeigt deutlich, zu welcherlei unwahrscheinlichen Annahmen man greifen muss, will man die Vererbung erworbener (somatogener) Charaktere theoretisch begründen. Als DARWIN seine Pangenesis aufstellte, da waren seine Annahmen schon kaum vereinbar mit dem, was man von Zellen-Fortpflanzung wusste; heute wären sie vor Allem nicht mit der Erkenntniss zu vereinigen, dass die Keimsubstanz nie neu entsteht, sondern sich immer von der der vorhergehenden Generation ableitet, also mit der Continuität des Keimplasmas.

Wollte man heute eine theoretische Ermöglichung der Vererbung erworbener Charaktere ersinnen, so müsste man annehmen, dass die Zustände sämmtlicher Theile des Körpers in jedem Augenblick oder doch jeder Lebensperiode sich in den entsprechenden Anlagen des Keimplasmas, also in den Keimzellen abspiegelten. Da nun aber die Anlagen durchaus verschieden von den Theilen selbst sind, so müssten die Anlagen in ganz anderer Weise sich verändern, als die fertigen Theile sich verändert hatten, vergleichbar etwa der stenographischen Niederschrift eines Aufsatzes in fremder Sprache.

Trotz dieser schier unüberwindlichen theoretischen Hindernisse haben doch verschiedene Schriftsteller den Gedanken ausgeführt, das Nervensystem, welches sämmtliche Theile des Körpers mit dem

Gehirn und dadurch auch unter sich in Verbindung setze, theile diese Zustände auch den Fortpflanzungsorganen mit, so dass sehr wohl dort in den Keimzellen Veränderungen eingeleitet werden könnten, welche mit denen weit entfernter Körpertheile korrespondiren.

Gesetzt nun, es wäre nachgewiesen, dass jede Keimzelle des Ovariums oder Spermariums eine Nervenfaser erhielte, was könnte ihnen Anderes durch den Nerven überliefert werden, als ein stärkerer oder schwächerer Nervenstrom? qualitative Unterschiede desselben gibt es nicht; wie also sollten die Keimes-Anlagen durch den Nervenstrom einzeln oder gruppenweise, und zwar korrespondirend mit den funktionellen Abänderungen der ihnen entsprechenden Organe und Theile des Körpers beeinflusst oder gar in entsprechender Weise abgeändert werden? Oder sollen wir uns vorstellen, dass nach jeder der zahllosen Anlagen eine besondere Nervenbahn hinführt? oder wird die Sache dadurch leichter begreiflich, dass wir ein Keimplasma ohne Anlagen annehmen und uns vorstellen, dass nach jeder funktionellen Abänderung eines Theils auf dem Weg durch das Gehirn dem Keimplasma telegraphische Weisung zugehe, wie es seine »physikalisch-chemische Constitution« abzuändern habe, damit die Nachkommen doch auch Etwas von dieser Verbesserung zu geniessen bekommen?

Ich gehöre nicht zu Denen, die da meinen, dass wir schon Alles, oder doch nahezu alles Wesentliche wüssten, ich bin vielmehr davon durchdrungen, dass uns ganze Gebiete von Erscheinungen nahezu verschlossen sind, und halte es für wahrscheinlich, dass gerade das Nervensystem sowohl in Bezug auf seine Funktionirung als auf seine feinsten morphologischen Bauverhältnisse uns noch immer nicht erschöpfend bekannt ist, obwohl ich die grossen Fortschritte, welche gerade auf diesem Gebiete die letzten Jahrzehnte gebracht haben, dankbar anerkenne. Jedenfalls erscheinen mir solche oder ähnliche Annahmen, wie die eben angedeuteten, doch allzu unwahrscheinlich, als dass wir uns auf sie stützen dürften. Immerhin werden wir uns stets bewusst bleiben müssen, dass wir über Möglichkeit oder Unmöglichkeit irgend welchen biologischen Geschehens niemals vom rein theoretischen Standpunkte aburtheilen dürfen, weil wir die Wurzeln der biologischen Vorgänge doch mehr ahnen, als erkennen. Ich werde am Schluss dieses Vortrags noch einmal auf die Frage nach der theoretischen Denkbarkeit einer Vererbung funktioneller Anpassungen zurückkommen; fürs Erste aber müssen wir die Thatsachen zu Rathe ziehen, und uns von ihnen allein leiten lassen. Beweisen

sie, oder machen sie auch nur wahrscheinlich, dass eine solche Vererbung existirt, so muss dieselbe auch möglich sein, und unsere Aufgabe ist nicht mehr, sie zu läugnen, sondern ihre Möglichkeit verstehen zu lernen.

Untersuchen wir also, ob eine Vererbung erworbener Abänderungen, d. h. zunächst nur funktioneller Abänderungen, durch die Erfahrung nachweisbar ist. Über den abändernden Einfluss klimatischer und ähnlicher Einflüsse wollen wir später noch sprechen; bei ihnen liegt die Sache ganz anders, weil sie ja unzweifelhaft nicht blos die Theile des Körpers, sondern auch die in ihm geborgenen Keimzellen treffen.

Wenn wir nun fragen, welche Thatsachen als Beweise für die Vererbung erworbener Abänderungen in dem engeren Sinn von den zahlreichen modernen Anhängern des LAMARCK'schen Prinzips vorgebracht worden sind, so zeigt es sich, dass keine derselben der Kritik standhält.

Da sind zuerst die zahlreichen Behauptungen von Vererbung von Verstümmelungen und Verlusten ganzer Körpertheile.

Es ist nicht ohne Interesse zu sehen, wie sich hier die Ansichten im Laufe der Debatte geändert haben.

Im Anfang derselben wurden sie als vollgültiger Beweis für das LAMARCK'sche Prinzip vorgebracht.

Auf der Naturforscherversammlung vom Jahre 1887 zu Wiesbaden wurden Kätzchen vorgezeigt mit Stummelschwänzen, welche diese Eigenthümlichkeit von ihrer Mutter geerbt haben sollten, welcher der Schwanz angeblich abgefahren worden war. Die Zeitungen berichteten, wie grosses Aufsehen dieser Fall gemacht habe, und Naturforscher vom Ansehen eines RUDOLPH VIRCHOW erklärten diesen Fall für bemerkenswerth, hielten ihn also, falls er überhaupt in allen Angaben auf Wahrheit beruhte, für einen Beweis. Von vielen Seiten wurden dann noch ähnliche Fälle vorgebracht, die beweisen sollten, dass das Abschneiden der Schwänze bei Katzen und Hunden erbliche Verkümmerung dieses Theils hervorrufen könne; auch studentische »Schmisse« sollten sich gelegentlich auf den Sohn — glücklicherweise nicht auf die Tochter — vererbt haben, ein verstümmeltes, durchgerissenes Ohrläppchen der Mutter sollte beim Sohn Verunstaltung des Ohres hervorgerufen haben, Verletzung des väterlichen Auges bei den Kindern völlige Verkümmerung des Auges, Verunstaltung eines väterlichen Daumens durch Erfrieren, missbildete Daumen bei Töchtern und Enkeln. Eine Menge solcher und ähnlicher Fälle

finden sich schon in den älteren Lehrbüchern der Physiologie von Burdach und besonders von Blumenbach, von welchen freilich die meisten den Werth von Anektoden nicht übersteigen, da sie nicht nur ohne sicheren Gewährsmann erzählt werden, sondern auch ohne die zur Beurtheilung unentbehrlichen Einzelheiten.

Schon im vorigen Jahrhundert hat unser grosser Philosoph Kant, und in unseren Tagen der Anatom Wilhelm His sich völlig absprechend diesen Angaben gegenüber geäussert, und eine Vererbung von Verstümmelungen durchaus in Abrede gestellt; nachdem nun aber ein ganzes Jahrzehnt hindurch eine lebhafte Debatte Für und Wider, verbunden mit eingehenden anatomischen Untersuchungen, genauerer Prüfung einzelner Fälle und dem Experiment stattgefunden hat, darf man das Ergebniss als ein durchaus negatives bezeichnen und sagen: es gibt keine Vererbung von Verstümmelungen.

Lassen Sie mich Ihnen ganz kurz zeigen, auf welche Weise dies Resultat erzielt wurde.

Zunächst erwies sich die Behauptung, dass angeborene Stummelschwänze bei Hunden und Katzen auf Vererbung einer Verletzung beruhe, als unbegründet. In keinem der vorgebrachten Fälle von Stummelschwanz konnte auch nur nachgewiesen werden, dass dem betreffenden Elter der Schwanz wirklich abgefahren oder abgeschnitten worden war, geschweige denn, dass das Vorkommen eines verkümmerten Schwanzes aus inneren Ursachen bei einem der Eltern oder Grosseltern hätte ausgeschlossen werden können. Zugleich ergab die genaue anatomische Untersuchung solcher Stummelschwänze, wie sie bei den Katzen der Insel Man und vielen Katzen Japans vorkommen und bei den verschiedensten Hunde-Rassen ziemlich häufig gefunden werden, dass dieselben ihrem Bau nach Nichts zu thun haben mit dem Rest eines abgeschnittenen Schwanzes, sondern spontane Rückbildungen des ganzen Schwanzes sind, also verkrüppelte, nicht verkürzte Schwänze (Bonnet).

Zugleich bewiesen Versuche an Mäusen, dass das Abschneiden des Schwanzes, auch wenn es bei beiden Eltern geschieht, doch keine, auch noch so geringe Verkürzung des Schwanzes bei den Nachkommen zur Folge hat. Ich habe selbst derartige Versuche angestellt und zwar während 22 aufeinander folgenden Generationen und ohne jeden positiven Erfolg. Unter den 1592 Jungen, die von entschwänzten Eltern erzeugt wurden, war nicht ein Einziges mit einem irgendwie defekten Schwanz. Bestätigungen dieser Versuche an Mäusen sind von Ritzema Bos und — unabhängig von diesem — von Rosenthal

mitgetheilt worden, und entsprechende Versuchsreihen an Ratten, welche diese beiden Forscher anstellten, haben dasselbe negative Resultat ergeben.

Wenn man nun bedenkt, dass alle die Fälle, welche für eine Vererbung von Verstümmelungen angeführt worden sind, sich auf einmalige Verletzungen eines der Eltern beziehen, während hier durch zahlreiche Generationen hindurch dieselbe Verstümmelung immer wieder von Neuem hervorgerufen wurde und zwar an beiden Eltern, so wird in diesen Versuchen der Beweis gesehen werden dürfen, dass alle früheren Angaben auf Täuschung oder Zufall beruht haben müssen. Verstärkt wird dieser Schluss durch Alles, was wir sonst über die Wirkungen oft wiederholter Verstümmelungen wissen, wie z. B. die bekannten Verstümmelungen und Verbildungen, welche manche Völker seit langen, oft seit unvordenklichen Zeiten an ihren Kindern vornehmen, vor Allem die Beschneidung (Circumcision), das Ausschlagen der Schneidezähne, das Bohren von Löchern in Lippe, Ohren oder Nase u. s. w. Kein Kind der betreffenden Völker hat noch jemals diese Abzeichen mit auf die Welt gebracht, sie müssen in jeder Generation wieder neu erworben werden.

Damit stimmen auch die Erfahrungen der Thierzüchter, die deshalb, wie WILCKENS bemerkt, die Nichtvererbung von Verstümmelung als längst festgestellt betrachten. So gibt es eine Rasse von Schafen, bei welcher aus bestimmten praktischen Gründen der Schwanz seit etwa 100 Jahren ganz regelmässig gestutzt wird (KÜHN); noch niemals aber ist bei dieser Rasse ein Schaf mit blossem Stummelschwanz geboren worden. Dies wiegt um so schwerer als es andere Schaf-Rassen gibt (Fettsteiss-Schafe), bei welchen das Fehlen des Schwanzes Rassen-Charakter ist; es liegt also nicht etwa in der Natur des Schafschwanzes, unausrottbar zu sein. Auch die seit langen Generationsfolgen stets künstlich abgerundeten Ohren der Fuchshunde sind nie erblich aufgetreten. Herr POSTANS in Eastbourne theilte mir mit, dass die Hähne, welche zum Hahnenkampf benutzt werden sollen, stets vorher ihres Kammes und ihrer Kehllappen beraubt werden und zwar mindestens schon seit einem Jahrhundert, dass aber noch nie ein Kampfhahn ohne Kamm und Kehllappen erzeugt worden sei. Ebenso wird gewissen Hunderassen, z. B. den Wachtelhunden (Spaniel) regelmässig und in beiden Geschlechtern seit mehr als einem Jahrhundert der Schwanz um die Hälfte gekürzt, aber auch hier ist die Schwanzlänge dadurch nicht erblich verkürzt worden. Missbildete Stummelschwänze kommen wohl bei den meisten Hunderassen

vor, aber sie haben, wie ich früher schon bemerkte, ihrem anatomischen Charakter nach Nichts mit künstlich verkürzten Schwänzen zu thun, und treten auch bei solchen Rassen auf, deren Schwanz nicht der Mode der Kürzung unterworfen ist, wie z. B. bei den Dachshunden (terrier).

Man wird deshalb sagen dürfen, dass eine Vererbung künstlich erzeugter Defekte und Verstümmelungen gänzlich unbewiesen ist, und keine Stütze für die behauptete Vererbung funktioneller Abänderungen bietet.

Das wird denn auch von den meisten Anhängern des LAMARCK-schen Prinzips jetzt zugegeben, und damit dürften diese »Beweise« wohl als erledigt zu betrachten sein.

Was man nun sonst noch als Beweise dafür vorgebracht hat, sind vor Allem die vielbesprochenen Versuche von BROWN-SÉQUARD an Meerschweinchen, aus welchen gefolgert wurde, künstlich erzeugte Epilepsie könne vererbt werden. Dieselben beweisen aber deshalb Nichts in dieser Frage, weil Epilepsie-ähnliche Krämpfe sehr verschiedene und zwar zum grossen Theil unbekannte Ursachen haben können. Wenn künstliche Epilepsie sich bei Meerschweinchen auf die verschiedensten Verletzungen centraler oder peripherischer Theile des Nervensystems einstellen kann, so weist dies allein schon darauf hin, dass es sich nicht um den Stich oder Schnitt, ich meine um die Continuitätstrennung selber und deren Wirkung und Vererbung handeln kann. Diese müsste doch verschieden sein, je nachdem man gewisse Centren des Gehirns, oder das halbe Rückenmark oder grosse Nervenstämme durchschneidet. Es muss also noch etwas Anderes hinzukommen, was das Bild der Epilepsie hervorruft — ein Krankheitsvorgang, der an vielen Stellen des Nervensystems seinen Ursprung nehmen, sich dann aber von dort aus bis in die Gehirncentren fortsetzen kann. Damit stimmt es, dass es mindestens 14 Tage, oft 6 bis 8 Wochen braucht, ehe nach der Operation Epilepsie auftritt; damit stimmt es ferner, wenn in vielen Fällen diese ganz ausbleibt. Ich habe die Vermuthung ausgesprochen, es möchten bei der Operation leicht irgend welche pathogene Mikro-Organismen an den verletzten Nerventheil gerathen, dort Entzündung erregen, die sich dann centripetal bis nach dem Gehirn fortsetzen könnte. An Lymphgefässen sind ähnliche Vorgänge durch Beobachtung festgestellt worden, warum sollten sie nicht an nervösen Theilen vorkommen können?

Man hat mir freilich eingeworfen, die Epilepsie lasse sich durch

Schläge auf den Schädel erzeugen, sowie durch Zerquetschen des Nervus ischiadicus durch die Haut hindurch, und in beiden Fällen komme die Epilepsie auch in der folgenden Generation vor; man meint damit, das Eindringen von Mikroben ausgeschlossen zu haben. Wenn dies nun auch sicher der Fall wäre, so scheint mir durch die vorliegenden Versuche die Vererbung der Krankheit für diese Fälle zwar behauptet, aber nicht erwiesen zu sein. Wäre sie es aber auch, und könnte man ausschliessen, dass nicht vorher schon verschiedentliche Mikroben im Inneren des lebenden Thieres verkehren, die erst durch Entfernung oder Zerquetschung des Neurilems in die Nervensubstanz selbst eindringen können, so würde man doch Nichts gewonnen haben, was dem LAMARCK'schen Prinzip eine Stütze wäre; man könnte nur sagen: Gewisse Verletzungen des Nervensystems verursachen bei Meerschweinchen sekundär häufig das Krankheitsbild der Epilepsie, und in der darauf folgenden Generation treten öfters allerlei verschiedene funktionelle Alterationen des Nervensystems auf, in seltenen Fällen auch das Bild epileptischer Krämpfe. Dass es sich dabei um die Vererbung einer erworbenen anatomischen Veränderung, wie sie durch die Verletzung gesetzt wird, handle, ist nicht nur nicht bewiesen, sondern bestimmt nicht der Fall, da die Verletzungen ja ganz verschiedene sind und zum grössten Theil solche, die direkt, d. h. von sich aus Epilepsie gar nicht hervorrufen können. Es müsste also immer etwas ganz Anderes vererbt werden, als erworben wurde, denn es hat noch niemals Jemand etwa eine Narbe (!) an dem Nervenstamm des Jungen entdeckt, der beim Elter durchschnitten worden war oder irgend welche andere Spur davon, als die dadurch erregte Krankheit. Übrigens ist auch die Vererbung dieser Krankheits-Erscheinungen durch Untersuchungen so erfahrener Kenner der Nervenkrankheiten wie SOMMER und BINSWANGER erst kürzlich wieder von Neuem entschieden bestritten, und die Richtigkeit der so lange durch die Litteratur geschleppten BROWN'schen Ergebnisse geläugnet[1] worden.

Man sollte klar gestellte Fragen, wie die nach der Vererbung funktioneller Abänderungen nicht dadurch verwirren, dass man Erscheinungen in sie hereinzieht, die in ihren Ursachen gänzlich unbekannt sind. Was wissen wir von den eigentlichen Ursachen jener centralen Gehirnreizungen, welche das Bild der Epilepsie hervorrufen? Dass es Krankheiten gibt, die erworben sind und doch »vererbt«

---

[1] Siehe das Referat E. H. ZIEGLER's im Zool. Centralblatt 1900 No. 12 u. 13.

werden, ist sicher, hat aber mit dem Lamarck'schen Prinzip Nichts zu thun, weil es sich dabei um Infektion des Keims handelt, nicht um bestimmte Veränderung der Keimes-Beschaffenheit selbst. Von der seinerzeit verheerend aufgetretenen Krankheit der Seidenraupe, der sog. Pebrine, wissen wir dies sicher; die Keimchen dieses Spaltpilzes sind im Ei des Schmetterlings nachgewiesen worden; sie vermehren sich nicht sogleich, sondern erst später in der jungen Raupe, und erst die halb oder ganz herangewachsene Raupe, oder auch erst der Schmetterling erliegt der Krankheit.

Ob dieselbe hier auch durch die männlichen Keimzellen übertragen wird, ist meines Wissens nicht nachgewiesen, dass das aber überhaupt geschehen kann, wissen wir durch die Vererbung der Syphilis vom Vater auf das Kind; denn dass der Krankheitserreger auch hier ein Mikro-Organismus ist, kann nicht bezweifelt werden, wenn derselbe auch noch nicht nachgewiesen ist; es können also selbst die winzigen Samenfäden des Menschen Mikroben enthalten und in den Keim eines neuen Individuums übertragen.

Man sollte die Diskussion wissenschaftlicher Fragen nicht zu Wortspielen herabziehen, indem man solche Fälle als Beweise für die Vererbung »erworbener« Abänderungen hinstellt, wie das z. B. von M. Nussbaum geschehen ist, der die Einwanderung der Algenzellen, welche im Entoderm des grünen Süsswasserpolypen leben, in das ursprünglich farblose und im Ektoderm entstehende Ei des Thiers als einen solchen Beweis anführt (Fig. 35, *B*, *p*). Es scheint mir besser, vielmehr scharf zu unterscheiden zwischen der Übertragung von fremden Mikro-Organismen durch die Keimzellen und zwischen der Überlieferung von Keimplasma sammt den in seinem Bau begründeten Eigenschaften. Nur das Letztere ist Vererbung im wissenschaftlichen Sinn, das Erstere aber ist Keimes-Infektion.

Noch viel weniger aber als die Fälle vererbter traumatischer Epilepsie kann die krankhafte Beschaffenheit der Kinder von Trinkern als ein Beweis für die Vererbung somatogener Charaktere geltend gemacht werden, obgleich das oft geschehen ist. Ich will gar nicht darauf Werth legen, dass die Thatsache selbst nach dem Urtheil kompetentester Beobachter, z. B. von Dr. Thomas Morton noch nicht über allen Zweifel festgestellt ist. Allein, wenn es auch völlig feststünde, dass die verschiedenen, bis zum Wahnsinn sich steigernden Leiden des Nervensystems, die man bei Kindern von Trinkern häufig beobachtete, wirklich ihre Ursache im Trinken der

Eltern hätten, so dürfte doch nicht übersehen werden, dass es sich hier nicht um die erbliche Übertragung somatischer Veränderungen handelt, sondern um diejenige von direkt erzeugten Veränderungen im Keimplasma der Fortpflanzungszellen, denn diese sind dem Einfluss des im Blute des Trinkers cirkulirenden Alkohols so gut ausgesetzt, wie irgend ein Theil des Körpers. Dass dadurch Veränderungen im Keimplasma gesetzt werden können, die im Kinde zu krankhaften Dispositionen führen mögen, kann und soll jedenfalls a priori nicht geläugnet werden. Wir kennen ja noch manche andere Einflüsse, z. B. klimatische, welche das Keimplasma direkt treffen und verändern. Ob dies im Falle der Trunksucht sich so verhält, und auf welche Weise es geschieht, durch direkte Wirkung des Alkohols oder durch Infektion des Keims mit irgendwelchen Mikroben, das muss die Zukunft entscheiden; die ganze Frage gehört nicht hierher; sie kann das uns jetzt beschäftigende Problem nicht aufklären helfen.

Wenn nun aber auch jede Spur eines Beweises für die Vererbbarkeit funktioneller Abänderungen, also für die Vererbung von Übungsresultaten fehlt, so würde daraus allein doch die Unmöglichkeit eines solchen Geschehens nicht geradezu gefolgert werden dürfen, denn es mag Manches geschehen können, was wir zur Stunde nicht zu beweisen im Stande sind. Wenn sich zeigen liesse, dass grosse Gruppen von Erscheinungen sich auf keine andere Weise erklären liessen, als unter der Voraussetzung einer solchen Vererbung, so müssten wir dieselbe dennoch als wirklich annehmen, trotzdem es nicht beweisbar, ja nicht einmal theoretisch vorstellbar ist. Auf diesen Standpunkt stellen sich nun jetzt die Anhänger des Lamarck'schen Prinzips.

Sie sagen: es gibt eine grosse Anzahl von Veränderungen, die sich sehr einfach und leicht erklären, wenn wir sie als die Wirkungen des vererbten Gebrauchs oder Nichtgebrauchs ansehen, die aber nur gezwungen durch Naturzüchtung, ja theilweise sogar gar nicht durch diese erklärt werden können, und zwar sind das nicht etwa vereinzelte Fälle, sondern ganze Categorien von Fällen.

Ich will Ihnen einige derselben vorführen, und Ihnen zugleich zeigen, warum ich sie nicht als zwingend anerkennen kann, selbst für den Fall nicht, dass wir heute noch ausser Stande sein sollten, sie ohne Zuhülfenahme des Lamarck'schen Prinzips befriedigend zu erklären. Lassen Sie mich aber gleich hinzufügen, dass ich der Meinung bin, auch das Letztere thun zu können, wenn auch freilich nicht, ohne

vorher dem Selektionsprinzip eine erweiterte Anwendung gegeben zu haben.

Es ist oft behauptet worden, dass allein schon die Existenz der Instinkte der Thiere die Wirksamkeit des LAMARCK'schen Prinzips bewiesen.

In einer der früheren Vorlesungen zeigte ich Ihnen, dass zum mindesten ein grosser Theil der Instinkte aus reinen Reflexhandlungen hervorgegangen sein muss, und deshalb, wie diese selbst, nur durch Selektion erklärt werden kann. Denn die Reflexhandlung, das Husten, Niesen, Lidschliessen u. s. w. unterscheidet sich von der Instinkthandlung nur durch eine geringere Complikation und kürzere Dauer der durch einen Sinneseindruck ausgelösten Folge von Bewegungen, auch dadurch, dass sie nicht ins Bewusstsein zu fallen braucht, aber eine scharfe Grenze ist zwischen beiden überhaupt nicht zu ziehen, und jedenfalls beruhen sie beide, wie wir gesehen haben, auf ganz analoger anatomischer Grundlage. Es ist nur ein Unterschied des Grades, ob auf den Anblick eines rasch gegen das Auge fahrenden Gegenstands die Lidmuskeln sich kontrahiren und durch Lidschluss das Auge schützen, oder ob die Fliege, die wir mit der Hand zu haschen trachten, durch den Eindruck des rasch sich nähernden Handschattens veranlasst wird, blitzschnell aufzufliegen. Die Handlung der Fliege kann ebensogut als Reflex- denn als Instinkthandlung aufgefasst werden. Von ihr aber zu der zusammengesetzten und langwierigen Handlung einer Maurerbiene, die der Anblick ihres Stockes dazu veranlasst, auszufliegen, Lehm zu holen, eine künstliche Zelle nach und nach daraus zu bauen, sie mit Honig zu füllen, ein Ei darauf zu legen und die Lehmzelle schliesslich mit einem Lehmdeckel zu versehen, ist auch nur ein Unterschied des Grades, nicht der Art. Da alle Reflexmechanismen und alle natürlichen Instinkte der Thiere zur Erhaltung der Spezies beitragen, also nützlich sind, so lässt sich ihre Entstehung auf Naturzüchtung beziehen, und es fragt sich nur, ob sie allein, und ob sie immer darauf bezogen werden muss.

Es ist nun allerdings nicht zu bezweifeln, dass beim Menschen und bei höheren Thieren Willenshandlungen, die oft ausgeführt werden, allmälig den Charakter von instinktiven Handlungen erhalten können. Die einzelnen zu der betreffenden Handlung gehörigen Bewegungen werden dann nicht mehr jede für sich vom Willen geleitet, sondern ein einziger Anstoss des Willens genügt, um die ganze komplizirte Handlung z. B. des Schreibens, Sprechens, Gehens, des Abspielens eines ganzen Musikstücks auszulösen; ja häufig kann sogar

der Willensimpuls ganz fehlen, und die Handlung einfach nur auf den adäquaten äusseren Reiz hin in Scene gesetzt werden, wie z. B. das Gehen im Schlaf, wie es bei ermüdeten Kindern und Soldaten, und bei Nachtwandlern beobachtet wird. Der äussere Reiz überträgt sich dabei mit derselben Unfehlbarkeit auf die richtigen Muskelgruppen, wie beim ächten Instinkt, und dies geschieht nicht nur bei Handlungen, die wie das Gehen zum Leben der Art nothwendig gehören, sondern auch bei solchen, die aus zufälligen Gewohnheiten oder Übungen hervorgegangen sind. Oft genügt eine sehr kurze Übung dazu, eine Handlung instinktmässig werden zu lassen, und oft ist die Komplizirtheit solcher durch Übung erlangter Instinkt-Mechanismen eine erstaunliche. Man kann unter Umständen ein Stück nach Noten auf dem Klavier spielen, dabei aber intensiv an ganz andere Dinge denken und sich des Gespielten durchaus nicht bewusst werden. Ebenso kann es geschehen, wenn man von heftiger Gemüthsbewegung beherrscht, sich davon durch Lektüre befreien möchte, dass man eine ganze Seite Zeile für Zeile herunterliest, ohne zu verstehen was man liest. In letzterem Fall ist es nicht direkt nachweisbar, dass man trotzdem alle die verwickelten feinen Augenbewegungen gemacht hat, welche durch das Sehen der Wortbilder ausgelöst wurden, beim Spielen eines Stückes aber können Andere kontrolliren, dass dasselbe wirklich richtig abgespielt wurde, dass also der Reiz, den jede Note auf die Netzhaut des Auges ausübte, sich in die der Note entsprechende verwickelte Muskelbewegung der Finger und des Armes umwandelte, und zwar sowohl der Höhe, als der Dauer des Tons entsprechend, als der Gleichzeitigkeit mehrerer Töne.

In allen diesen Fällen sind es wohl nicht immer ganz neue Bahnen, welche im Gehirn erst entstehen, sondern nur bestimmte Geleise auf den unzähligen in den Nervenzellen (Neuronen) schon vorhandenen Nervenbahnen, welche »stärker eingefahren werden« durch die Übung, und auf welchen nun die Verbreitung des Nervenstroms leichter erfolgt als auf anderen[1]. Dieses oft gebrauchte Bild gibt zwar die wirklichen Veränderungen nicht an, die dabei vor sich gehen, und die wir eben noch nicht kennen, aber es zeigt doch wenigstens darauf hin, dass es sich hier um materielle Veränderungen der letzten lebenden Elemente der Nervensubstanz (Nerven-Biophoren) handeln wird, seien es solche der Lage oder der Qualität.

[1] Es soll damit durchaus nicht bezweifelt werden, dass auch ganz neue Bahnen während des Lebens entstehen können, wie dies die neueren Forschungen von Apáthy, Bethe u. A. wahrscheinlich machen.

Könnten nun solche durch Übung im Einzelleben erworbene Gehirn-Strukturen und -Mechanismen vererbt werden, so würden in der That auf diesem Wege neue Instinkte entstehen können, und dies ist heute noch die Meinung vieler Forscher.

Wäre die Vererbung erworbener Charaktere schon auf andere Weise nachgewiesen, so würden wir nicht umhin können, ihr bei den höheren Thieren auch einen Antheil an der Um- und Neubildung von Instinkten zuzugestehen. Wir würden dann zugeben müssen, dass Gewohnheiten vererbt werden können, und dass wirklich, wie man oft gesagt hat, Instinkte gewissermassen vererbte Gewohnheiten sind oder doch sein können. Den umgekehrten Schluss aber zu machen, und aus dem Erfolg der Gehirn-Übung im Einzelleben und ihrer Ähnlichkeit mit angeborenen Instinkten zu schliessen, dass auch Letztere auf vererbter Übung beruhen, und dass es somit eine Vererbung erworbener Eigenschaften geben müsse, ist schwerlich zulässig.

Ja, wenn wir keine andere Erklärung hätten! Aber da Instinkte auf materiellen Hirnmechanismen beruhen, die variabel sind, wie jeder andere Theil des Körpers, und da sie ferner nothwendig sind für die Erhaltung der Art, und bis ins Einzelste angepasst den Lebensumständen, so steht Nichts im Wege, sie in ihrer Entstehung und Umgestaltung auf Selektionsprozesse zu beziehen.

Man hat geltend gemacht, dass Dressur z. B. bei Hunden sich vererben könne, dass der junge Vorstehhund noch ungelehrt vor dem Wild stehen bleibe, der junge Schäferhund von selbst die Schafheerde umkreise und anbelle, ohne zu beissen. Man vergisst dabei nur, dass diese Rassen nicht nur unter dem Einfluss der künstlichen Züchtung des Menschen entstanden sind, sondern dass sie heute noch scharf selektirt werden. Mein leider allzu früh für die Wissenschaft aus dem Leben gerissene Arbeitsgenosse und Freund Dr. OTTO VOM RATH, der nicht nur ein feiner Untersucher, sondern auch ein vielerfahrener Jäger war, theilte mir mit, dass die Jäger sehr genau zwischen den besseren und schlechteren Jungen eines Wurfes unterscheiden, und dass keineswegs jedes Junge eines Elternpaares von Vorstehhunden wieder zur Hühnerjagd gebraucht werden kann. In demselben Sinn sprach sich LLOYD MORGAN aus, gewiss ein kompetenter Beurtheiler auf dem Gebiet der Instinkte; er bestätigt, dass der »Pointer« wirklich oft die Beute, z. B. ein Lerchennest, ungelehrt steht, aber zugleich auch, dass dies in sehr verschiedenem Grade angeboren ist, und dass nach seiner Meinung Selektion dabei unzweifelhaft mitspielt.

Man glaube auch nicht, dass die Gewohnheit des Vorstehhundes thatsächlich auf Dressur beruhe, sie ist nur bei jedem einzelnen Thier verstärkt durch Dressur, sie beruht aber auf der angeborenen Neigung, das Wild anzuschleichen, also auf einer Variation des Raubinstinktes. Der Mensch hat sie benützt und durch Züchtung gesteigert, aber keineswegs in die Rasse hineingeprügelt. Und ähnlich wird es sich bei aller sog. Vererbung von Dressuren verhalten. Man muss auch nicht vergessen, wie ungemein Viel durch Dressur beim einzelnen Thier zu erreichen ist. Der Elephant ist dafür das beste Beispiel, denn er pflanzt sich in Gefangenschaft nur ganz ausnahmsweise fort, und alle die Tausende zahmer Elephanten Indiens sind gezähmte wilde Thiere. Dennoch sind sie sanft und lenksam, wie es das seit Jahrtausenden domestizirte Pferd nicht besser sein kann, verrichten alle möglichen Arbeiten mit grösster Geduld und Gewissenhaftigkeit, und nicht selten auch ohne stets beaufsichtigt zu sein. Es sind eben Thiere von grosser Intelligenz, die begreifen, was von ihnen verlangt wird, und die sich bereitwillig den neuen Lebensbedingungen anbequemen.

Man hat nicht selten auch die Anhänglichkeit des Hundes an seinen Herrn und an den Menschen überhaupt als Beweis der Entstehung eines neuen Instinktes durch vererbte Gewöhnung in Anspruch genommen; allein der Hund ist ein gesellschaftliches Thier auch im wilden Zustand, und überträgt beim Zusammenleben mit dem Menschen seinen Gesellschaftstrieb auf diesen. Wir finden genau das Gleiche beim wild eingefangenen und gebändigten Elephanten. Es wird besonders hervorgehoben von Solchen, die die Thiertransporte in Afrika begleitet haben, dass die jungen Elephanten zwar wild und bösartig gegenüber den Schwarzen waren, die sie quälten und misshandelten, aber zuthunlich und harmlos gegenüber den Weissen, die sie freundlich behandelten. Die Anhänglichkeit der Elephanten an ihre Wärter und an alle Personen, die ihnen Gutes erweisen, ist ja bekannt genug; sie beruht nicht auf einem neu erworbenen Trieb, sondern auf dem der Art eignen Geselligkeitstrieb, der sie auch im wilden Zustand in grösseren Gesellschaften leben lässt, und auf ihrem harmlosen, furchtsamen und gewissermassen liebebedürftigen Charakter.

Gewiss kann man sich in der Phantasie sehr leicht die Entstehung eines neuen Instinktes aus einer neu angenommenen Gewohnheit theoretisch konstruiren. Wir haben oft gehört, wie Seefahrer auf fernen unbewohnten Eilanden die Vögel gänzlich furchtlos fanden; sie liessen sich mit Knüppeln erschlagen, ohne zu fliehen. Die Aus-

rottung der grossen Dronte vor drei Jahrhunderten ist ein bekanntes Beispiel dafür. Neuerdings hat CHUN uns in seinem prächtigen Werk über die deutsche Tiefsee-Expedition vom Jahre 1898 wieder zahlreiche interessante Erfahrungen darüber mitgetheilt, nach welchen sich die Seevögel der Kerguelen: Pinguine, Kormorane, Möven, Scheidenschnäbel (Chionis) und andere dem Menschen gegenüber etwa so benahmen, wie die zahmen Gänse unserer Hühnerhöfe. Selbst mächtige Säugethiere, die »See-Elephanten«, eine Robbe mit rüsselartig verlängerter Nase, floh weder vor dem Menschen, noch zeigte sie sich ihm feindlich, sondern liess sich ruhig anfassen. Ähnliches berichtete schon 1799 STELLER, als er mit seiner Schiffsmannschaft auf einer Insel der Behringstrasse überwintern musste. Die zahlreichen, dort lebenden riesigen Seekühe (Rhytina Stelleri) waren so zutraulich, dass sie das Boot bis dicht an sich herankommen liessen, und dass seine Leute nach und nach eine Menge von ihnen tödten konnten, um von ihrem Fleisch zu leben. Schon gegen Ende des Winters aber fingen die Thiere an, scheu zu werden, und im folgenden Winter, als andere Polarfahrer dieselbe Jagd dort zu treiben suchten, war es schwer, ihrer habhaft zu werden; sie hatten den Menschen als ihren Feind erkannt und flüchteten vor ihm schon von fern. Dieselben Individuen also, die früher den Menschen sorglos herankommen liessen, scheuten ihn jetzt als ihren Feind. Dies war nicht Instinkt, sondern auf Erfahrung begründete Willenshandlung. Sie würde aber bald »instinktiv« werden, wenn die Begegnung mit dem Feind sich oft wiederholte, gerade wie das Aufziehen der Taschenuhr, das auch zur Unzeit, z. B. beim Umkleiden am Tag erfolgt, also ohne Überlegung. Nun kann man sich ja wohl vorstellen, dass, falls die materielle Gehirnanpassung, welche dem Anblick des Menschen das Flüchten auch ohne Überlegung sofort folgen lässt, sich vererbte, der Flüchtungsinstinkt eine angeborene Eigenschaft der betreffenden Art werden könnte. Allein diese Annahme schwebt in der Luft; denn, wie eben gerade die Seekuh zeigt, bedürfen wir ihrer nicht in solchen Fällen, wo das Thier intelligent genug ist, um die für seine Existenz nöthige Handlung aus eigener Einsicht vorzunehmen; sie wird dann im Einzelleben durch Übung und Nachahmung »instinktiv«, ohne deshalb schon die Fähigkeit der Vererbung erlangt zu haben.

In vielen Fällen aber genügt das nicht, überall da nämlich, wo der nöthige Grad von Intelligenz dazu nicht vorhanden ist, oder auch, wo die Fluchtbewegung so überaus rasch erfolgen muss, dass sie auf dem Umweg durch den Willen jedesmal zu spät käme, wie

z. B. das Schliessen der Lider bei Bedrohung des Auges, oder das Flüchten der Fliege oder des Schmetterlings bei der Annäherung eines Feindes. Sowohl die Fliege als der Schmetterling wären jedesmal verloren, müssten sie aus Bewusstsein einer Gefahr erst die Fluchtbewegung in Gang setzen, und müssten sie gar erst Erfahrungen darüber machen, von Wem ihnen Gefahr droht, so würde kein Individuum dem frühen Tod entgehen, und die Art müsste aussterben. Sie besitzen aber den Instinkt, auf den Eindruck einer wie immer beschaffenen, rasch sich nähernden Gesichtswahrnehmung blitzschnell aufzufliegen, und zwar in entgegengesetzter Richtung. Daher sind sie so schwer zu fangen. Ich habe einmal dem Spiel einer sonst im Fangen sehr geschickten Katze zugesehen, die einen Schmetterling, ein Pfauenauge, zu erhaschen suchte, das sich mehrmals auf dem Boden vor ihr niedersetzte. Leise und langsam schlich sie bis auf Sprungweite heran, aber noch während des Sprungs, dicht vor ihrer Nase flog der Schmetterling auf und entwischte jedesmal, so dass die Katze nach dreimaligem Versuch die Jagd aufgab.

Hier kann der Anfang des Instinktes schon deshalb nicht in einer Willenshandlung liegen, weil das Insekt nicht wissen kann, was es bedeutet, gefangen und getödtet zu werden, und ähnlich ist es bei den unzähligen noch niedriger stehenden Thieren, bei welchen der Flüchtungstrieb stark ausgebildet ist, bei den Einsiedlerkrebsen und Meerpinseln (Serpula), die sich blitzschnell in ihre Gehäuse zurückziehen u. s. w. Es scheint mir aber theoretisch werthvoll, dass die gleiche Handlung des Flüchtens das eine Mal durch den Willen, das andere Mal durch den angeborenen Instinkt-Mechanismus ausgelöst werden kann. In beiden Fällen müssen ganz ähnliche Associations-Änderungen in den Nervencentren der Handlung des Thiers zu Grunde liegen, aber im ersten Fall werden sie erst im Laufe des Einzellebens durch Übung ausgebildet, im zweiten sind sie angeboren; im ersten bleiben sie auf das Individuum beschränkt und müssen von jeder Generation durch Nachahmung der Ältern (Tradition) und durch Überlegung erworben werden, im zweiten vererben sie sich als ein feststehender Artcharakter.

Man hat von verschiedenen Seiten geltend gemacht, die Entstehung der Instinkte durch Selektionsprozesse sei deshalb nicht denkbar, weil es nicht wahrscheinlich sei, dass sich dem Züchtungsprozess immer gerade solche *zufällige* Variationen des Nervensystems darböten, wie sie zur Herstellung des betreffenden Hirn-Mechanismus erforderlich sind. Das ist aber ein Einwurf, der sich gegen das Prinzip der

Selektion selbst richtet, und der, wie ich glaube, in der That auf eine Unvollkommenheit desselben, so wie DARWIN und WALLACE es verstanden, hinweist. Derselbe Einwurf kann bei jeder Anpassung eines Organs durch Naturzüchtung gemacht werden; es bleibt immer zweifelhaft, ob denn die nützlichen Variationen sich auch darbieten werden, sobald dieselben, wie die Entdecker des Prinzips annahmen, rein zufällige sind. Wir werden später versuchen, diese Lücke in der Theorie auszufüllen, für jetzt aber möchte ich Sie nur darauf hinweisen, dass Selektionsprozesse die einzige Erklärung für die Entstehung der Instinkte bieten, nachdem die Entstehung durch Umwandlung von Willenshandlungen in instinktive Handlungen mit nachträglicher Vererbung der durch die Übung im Einzelleben gesetzten Instinkt-Mechanismen als hinfällig nachgewiesen wurde.

Wer davon noch nicht überzeugt sein sollte, den verweise ich auf die früher schon besprochenen Instinkte, welche nur einmal im Leben ausgeübt werden, bei welchen also gerade der Faktor fehlt, der die Willenshandlung zu einer instinktiven machen kann: die Übung, die oftmalige Wiederholung der Handlung. Hier liegt wirklich der Fall so, dass, wenn überhaupt eine Erklärung versucht werden soll, sie nur durch Naturzüchtung geleistet werden kann, da wir nun einmal die Erklärbarkeit dieser Welt voraussetzen, und so dürfen wir wohl sagen: diese Instinkte sind durch Naturzüchtung entstanden.

Wenn es nun auch vielleicht schwierig ist, sich den Vorgang der allmäligen Entstehung eines solchen Instinktes im Einzelnen auszudenken, z. B. des Instinktes, welcher die Raupe zwingt, ihren komplizirten Cocon zu spinnen, den sie nur einmal im Leben anfertigt, ohne ihn je gesehen zu haben, ohne also die Handlungen, die ihn hervorrufen, etwa nachahmen zu können, so werden wir deshalb doch nicht die einzige denkbare Lösung des Problems bei Seite schieben, denn damit würden wir auf eine natürliche Erklärung des Phänomens überhaupt Verzicht leisten. Wohl aber werden wir untersuchen, ob an unserer heutigen Vorstellung von der Naturzüchtung nicht noch Etwas fehlt, was der Grund ist, dass die nützlichen Variationen immer da sind, und dass sie sich steigern können.

Wenn wir aber so verwickelte Handlungsreihen instinktiver Art, wie sie z. B. zur Verfertigung des Gespinstes der Seidenraupe, oder des Nachtpfauenauges nothwendig sind, durch Naturzüchtung erklären müssen, was könnte uns veranlassen, andere Instinkte, auch

wenn sie mehrmals oder oft im Leben zur Anwendung gelangen, nicht auch darauf zurückzuführen? Es ist unlogisch, einen anderen Faktor noch herbeizuziehen, wenn dieser eine, als wirksam nachgewiesene zur Erklärung ausreicht.

Von Seiten der Instinkte also liegt keine Nöthigung vor, die Annahme einer Vererbung funktioneller Abänderungen zu machen, genau ebensowenig, als bei der Entstehung irgend welcher rein morphologischen Abänderungen. Wie aber die nur einmal ausgeübten Instinkte uns beweisen, dass auch sehr komplizirte Triebe ohne jede Vererbung von Gewohnheiten, d. h. ohne Vererbung funktioneller Abänderungen entstehen, so gibt es unter den rein morphologischen Charakteren eine Menge von rein passiv wirkenden, welche nur durch ihr Dasein, nicht durch eine wirkliche Thätigkeit dem Organismus von Nutzen sind, so dass sie also nicht auf Übung, somit auch nicht auf Vererbung von Übungsresultaten bezogen werden können. Und wenn dies der Fall ist, so können also Umwandlungen der verschiedensten Theile ohne Vererbung erworbener Eigenschaften d. h. funktioneller Abänderungen geschehen, und es liegt kein Grund vor, eine unerwiesene Vererbungsform heranzuziehen zur Erklärung eines Vorgangs, der auch ohne dies schon seine Erklärung findet. Denn wenn überhaupt irgend ein Theil sich lediglich durch Naturzüchtung umgestalten kann, auf Grund der allgemeinen Variabilität aller Theile, warum sollten dies nur die passiven Organe können, da doch die aktiven ganz ebensowohl variabel und ganz ebensowohl mitentscheidend für den Kampf ums Dasein sind?

Dieser passiv wirkenden Theile aber gibt es bei Thieren selbst zahlreiche; ich erinnere nur an die Färbung der Thiere, an die sämmtlichen, so verschieden gestalteten Skeletttheile der Gliederthiere, die Beine, Flügel, Fühler, Dornen, Haare, Klauen u. s. w., welche allzusammt nicht im Stande sind, durch vererbte Übungsresultate verändert zu werden, weil sie eben durch den Gebrauch nicht mehr verändert werden können; sie sind fertig, ehe sie gebraucht werden, und treten erst in Gebrauch, wenn sie schon an der Luft erhärtet und nicht mehr plastisch sind, höchstens abnutzbar, verstümmelbar. Bei den Pflanzen vollends hat selbst ein so entschiedener Kämpfer für das Lamarck'sche Prinzip, wie HERBERT SPENCER, ausgeführt, dass »die überwiegende Masse der Eigenschaften und Merkmale« nicht aus diesem, sondern nur aus dem Selektionsprinzip heraus erklärt werden können; alle die mannichfachen Schutzvorrichtungen einzelner Pflanzentheile, wie Dornen, Borsten, Haare, der Wollpelz

gewisser Blätter, die Schale der Nüsse, die fetten Öle in den Samen, die so vielgestaltigen Flugvorrichtungen der Samen u. s. w. wirken alle durch ihr blosses Dasein, nicht durch eine wirkliche Thätigkeit, die sie verändern, und deren Erfolg sich vererben könnte. Eine mit Dornen über und über bewaffnete Akazie kommt selten in den Fall, ihre Waffen überhaupt nur einmal anzuwenden, und wenn einmal irgend ein hungriger Wiederkäuer sich an den Dornen sticht, so sind es doch immer nur wenige der Dornen, die »geübt werden«, die übrigen bleiben unberührt.

Wenn nun aber trotzdem alle diese Theile entstehen konnten, so muss es ein Prinzip geben, welches dieselben hervorruft gemäss dem durch die Lebensbedingungen gesetzten Bedürfniss, und dieses kann nur Naturzüchtung sein, d. h. Selbstregulirung der Variationen durch das Bedürfniss. Haben wir aber einmal dies Prinzip, so bedürfen wir keines anderen mehr, um zu erklären, was schon erklärt ist.

Ich begreife indessen sehr wohl, dass es vielen Forschern, und vor Allem den Paläontologen schwer fällt, diesen Schluss anzuerkennen. Wenn man nur solche Theile ins Auge fasst, die aktiv wirken, die also durch die Funktion verändert werden, durch Übung gestärkt, durch Nichtübung geschwächt und verkleinert werden, und wenn man weiter solche Theile durch die Entwicklung ganzer geologischer Epochen hindurch verfolgt, so erhält man freilich den Eindruck, als ob die Übung der Theile direkt auch ihre phyletische Umgestaltung bewirkt hätte. Die Richtung der Nützlichkeit im Laufe des Einzellebens und in der Phylogenese ist dieselbe, und die Intraselektion, d. h. die Selektion der Gewebe im Innern des einzelnen Thieres, zielt auf dieselben Verbesserungen ab, wie die Selektion der Personen. So kommt der Schein zu Stande, als ob die phyletischen Veränderungen denen des Einzellebens nachfolgten, während es in Wahrheit umgekehrt sich verhält: die Abänderungen aus Keimes-Variationen sind das Primäre und das den Gang der Phylogenese Bestimmende, während die Gewebe-Selektion im Einzelleben die von der Keimesanlage gegebene Grundlage nur noch ausfeilt, und dem stärkeren oder schwächeren Gebrauch entsprechend verbessert.

Wenn der amerikanische Paläontologe OSBORN den Pferdefuss als Beispiel für seine Ansicht anführt, dass die im individuellen Leben durch den Gebrauch gesetzten Abänderungen vererbt werden müssten, damit die phyletischen Umgestaltungen zu Stande kommen konnten, so ist das vielleicht eines der besten Beispiele für den Hinweis auf

das Gegentheil. Er meint, dass in jedem jungen Pferd gewissermassen bei jedem Schritt die Laufwerkzeuge verbessert würden durch den Stoss auf den Boden, und ich will gern zugeben, dass dem so ist. Aber das beweist doch wohl nur, dass auch heute noch eine Ausfeilung und Verbesserung des aus dem Keim hervorgegangenen Produktes unentbehrlich ist, wie es so zu allen Zeiten und bei allen Thieren gewesen sein wird, dass also trotz der ungeheuren Zahl von Generationen, die das heutige Pferd schon hinter sich hat, noch immer nicht die funktionellen Erwerbungen des Einzellebens in den Keim aufgenommen worden sind. Warum nicht? Weil das Pferd auch ohnedies vollkommen wird, weil also kein Grund vorlag, weshalb Personen-Selektion die Anlagen des Keimes noch mehr vervollkommnen sollte, da ja die Vervollkommnung durch den Gebrauch in keinem Einzelleben ausbleibt.

Wenn aber OSBORN, COPE und andere Paläontologen betonen, dass bei den phyletischen Entwicklungsreihen gewisse bestimmte Entwicklungsbahnen eingehalten werden, von denen nicht abgewichen wird nach rechts oder nach links, so haben sie sicherlich auch darin Recht, und nur der Schluss, den sie daraus ziehen, ist nicht gerechtfertigt, sei es nun, dass sie mit NÄGELI eine phyletische Entwicklungskraft annehmen wollten, ein Vervollkommnungsprinzip, oder mit OSBORN die Vererbung der im Einzelleben durch den Gebrauch gesetzten Veränderungen. Es bleibt eben immer noch als dritte Möglichkeit übrig, dass die ruhige und stetige Entwicklung in bestimmter Richtung durch Selektion geleitet wurde, und da bei passiv nützlichen Theilen dies Prinzip allein zulässig ist, so wüsste ich nicht, was uns berechtigen könnte, es bei aktiv nützlichen als nichtwirkend anzunehmen. Nützlich sind ja alle diese Abänderungen, welche z. B. zur Bildung des heutigen Pferdefusses geführt haben; wären sie es nicht, so hätten sie auch durch den Gebrauch oder Nichtgebrauch des Einzellebens nicht hervorgerufen werden können.

Allerdings aber ist es auch hier wieder wohl berechtigt, zu fragen, ob die Annahme »zufälliger« Keimes-Variationen, wie wir sie mit DARWIN und WALLACE bisher gemacht hatten, eine ausreichende Grundlage für Selektion gewährt. OSBORN sagt in dieser Beziehung sehr hübsch: »We see with Weismann and Galton the element of chance; but the dice appears to be loaded, and in the long run turns »sixes« up. Now enters the question, What loads the dice?«

Bisher würden wir darauf geantwortet haben: »die äusseren Bedingungen«; sie sind es, welche den Würfel einseitig belasten und es bedingen, dass immer dieselbe gerade Strasse der Phylogenese eingehalten, immer dieselbe Richtung der Variationen bevorzugt und erhalten wird. Es fragt sich aber, ob wir mit dieser, sicherlich nicht geradezu unrichtigen Antwort allein ausreichen, ob der Würfel nicht noch in einem anderen Sinne gefälscht und einseitig belastet ist, nämlich so, dass er vorwiegend die geforderten nützlichen Variationen wirft. Wir werden sehr bald versuchen, diese Frage zu lösen; zunächst aber muss ich Sie noch mit einem anderen Argument für die Nothwendigkeit der Annahme des LAMARCK'schen Prinzips bekannt machen, vielleicht dem wichtigsten, und wie man meinen sollte unwiderleglichsten, von allen, der sog. Coadaptation der Theile eines Organismus, d. h. der Zusammenpassung vieler Einzel-Organe zu gemeinsamer zweckmässiger Funktionirung.

XXIV. Vortrag.

Einwürfe gegen die Nichtvererbung funktioneller Abänderungen.

Meine Herren! Es war HERBERT SPENCER, der englische Philosoph, der das Argument der Coadaptation gegen meine Ansicht von der Nichtvererbung funktioneller Abänderungen ins Feld geführt hat. Er machte geltend, dass viele, ja fast die meisten Umgestaltungen eines Körpertheils weitere, oft sogar sehr zahlreiche Veränderungen anderer Theile voraussetzen, um wirksam zu sein, dass die Letzteren also gleichzeitig mit dem durch Naturzüchtung zu verändernden Theil abändern müssten; dies aber sei nur durch Vererbung der durch den Gebrauch gesetzten Veränderungen denkbar, da eine gleichzeitige Abänderung so vieler Theile durch Naturzüchtung unmöglich sei. Wenn z. B. das Geweih unseres heutigen Hirsches etwa bis zur Grösse des 18′ messenden Geweihes des Riesenhirschs aus den Torflagern Irlands vergrössert werden sollte, so würde dies — wie früher schon gezeigt wurde — eine gleichzeitige Verdickung des Schädels bedingen, und zum Tragen der schweren Last eine Verstärkung des Nackenbandes, der Muskeln des Halses und Rückens, der Knochen der Beine, ihrer Muskeln, und schliesslich auch aller der Nerven, welche die Muskeln versehen, und wie sollte das Alles

gleichzeitig und in genauer Proportion zu dem Wachsen des Geweihes geschehen können, wenn es abhinge — wie doch Naturzüchtung annimmt — von zufälligen Variationen aller dieser Theile? Wenn nun die günstigen Variationen eines dieser zahlreichen Organe nicht eintreten! Ein gleichsinniges Variiren aller der Theile, Knochen, Muskeln, Bänder, Nerven, die zu gemeinsamer Thätigkeit zusammenwirken, sei schon deshalb eine unstatthafte Annahme, weil ja in vielen Fällen im Laufe der Artbildung solche gemeinsam wirkende Organgruppen sich zur einen Hälfte in entgegengesetzter Richtung weiter entwickelt hätten, als in der anderen. Bei der Giraffe sind die Vorderbeine höher als die Hinterbeine, umgekehrt wie bei den meisten Wiederkäuern, bei dem Känguruh haben sich die Hinterbeine im Gegentheil zu unverhältnissmässiger Grösse entwickelt, und die Vorderbeine sind zu winzigen Greifpfoten zurückgebildet. Zusammenarbeitende Theile, wie vordere und hintere Extremitäten können also auch sehr wohl entgegengesetzte Umwandlungwege gehen, ihre Variationen müssen nicht immer gleichsinnig gerichtet sein.

Die Schwierigkeit, welche diese sog. Coadaptation oder Zusammenstimmung bietet, ist gewiss nicht hinwegzuleugnen, auch wird man zugeben müssen, dass wenn die Resultate der Übung sich vererbten, die Erklärung der Erscheinung für viele, wenn auch nicht für alle Fälle eine leichte wäre, weil dann die Anpassung der sekundär zu verändernden Theile in jedem Einzelleben genau der veränderten Funktion des Theils entsprechen könnte, sich auf die Nachkommen übertrüge, und dort wiederum einem solchen Mass von Abänderung gemäss dem Prinzip der Histonal-Selektion unterläge, wie es von der weiter fortschreitenden primären Abänderung bedingt würde. Die Einfachheit der Erklärung ist bestechend, wenn ihr nur auch die Richtigkeit zur Seite ginge; allein es gibt eine Reihe von Fällen, oder vielmehr von Thatsachen-Gruppen, welche beweisen, dass die Ursachen der Coadaptation nicht in der Vererbung funktioneller Abänderung liegt, und dies muss anerkannt werden, einerlei ob wir heute schon im Stande sind, die wahren Ursachen der Zusammenpassung anzugeben, ob also Naturzüchtung zu ihrer Erklärung ausreicht, oder nicht.

Zuerst muss ich darauf hinweisen, dass Coadaptationen nicht blos bei aktiv, sondern auch bei passiv funktionirenden Theilen vorkommen. Lehrreiche Beispiele finden sich in grösster Zahl bei den Gliederthieren, deren ganzes Hautskelett in diese Categorie gehört. Man hat mir zwar eingeworfen, dasselbe sei nicht

völlig passiv, sondern werde, ähnlich dem Knochen der Wirbelthiere durch den Zug der Muskeln gereizt und zur funktionellen Reaktion veranlasst; es verdicke sich an Stellen wo starke Muskeln sich ansetzen, und verdünne sich oder bleibe dünn, wo keine Muskeln einen Zug auf dasselbe ausüben. Dem ist aber nicht so, denn das Chitinskelett kann erst dann dem Muskelzug Widerstand leisten, wenn es nicht mehr weich ist, wie unmittelbar nach seiner Abscheidung; sobald es aber einmal hart geworden ist, bleibt es auch unveränderlich und kann höchstens von aussen her durch langen Gebrauch abgerieben werden. Der Beweis dafür liegt schon in der Nothwendigkeit der Häutungen, welche bei allen Gliederthieren unentbehrlich sind, solange sie wachsen, später aber nicht mehr eintreten. Wer das Wachsthum irgend eines Insektes oder Krebses verfolgt hat, weiss, dass die Häutungen oft mit grossen, fast niemals aber ohne irgend welche kleinen Veränderungen der äusseren Körperform, besonders der Gliedmassen und ihrer Zähne, Borsten, Stacheln u. s. w. verlaufen. Diese neuen oder umgewandelten Theile bilden sich aber vor dem Abwerfen der alten Chitinhaut, unter dem Schutz derselben, und zwar durch Aus- und Umgestaltung der lebendigen, weichen Matrix des Skelettes, der aus Zellen bestehenden Hypodermis, der eigentlichen Haut. So müssen sie auch bei den Vorfahren unserer heutigen Gliederthiere entstanden sein, also nicht durch allmälige Umwandlung während des Gebrauchs, sondern durch plötzliche geringfügige Modifizirung vor dem Gebrauch. Die Schritte der Umwandlungen können dabei sehr kleine gewesen sein, eine Borste wurde im zweiten Lebensstadium ein Wenig länger, als sie im ersten gewesen war, oder statt fünf Borsten traten an einer bestimmten Stelle im zweiten oder dritten Lebensstadium deren sechs auf; aber stets mussten die Abänderungen in der phyletischen Entwicklung durch Keimes-Variationen veranlasst werden, die die Abänderung in dem betreffenden Lebensstadium von Innen heraus bewirkten. Der abgeänderte Theil aber konnte erst funktioniren, nachdem er bereits fest und unveränderlich geworden war.

Wenn man sich diese Verhältnisse recht deutlich vor Augen hält, dann bieten die Gliederthiere ein geradezu erdrückendes Beweismaterial gegen die Anschauungen der Lamarckianer.

Es ist übrigens nicht einmal richtig, dass die dicksten Stellen des Hautskelettes diejenigen seien, an welche sich Muskeln ansetzen. Die Flügeldecken der Käfer bilden den besten Gegenbeweis, denn in ihnen liegen gar keine Muskeln und sie sind trotzdem bei vielen Arten

die härtesten und dicksten Stellen des ganzen Hautpanzers. Der Grund liegt nahe; sie schützen die darunter verborgene weiche Haut des Rückens, und an diese setzen sich die Muskeln an! ein Verhalten, welches nur durch seine Zweckmässigkeit, nicht aber durch irgend welche direkte Wirkungen zu erklären ist.

Wenn man aber auch nur die eben dargelegte Entstehung des Hautskelettes von der weichen Zellenlage darunter ins Auge fasst, so bietet allein schon die so sehr verschiedene, aber immer zweckentsprechende Dicke des Chitinskelettes an den verschiedenen Stellen desselben Thieres einen Fall von Coadaptation rein passiv funktionirender Theile. Die verdickte Stelle kann nicht daher rühren, dass dort ein Muskel sich ansetzt, sondern sie ist aus inneren Gründen vorher schon da, damit der Muskel den genügenden Widerstand finde. Dicht daneben liegt vielleicht der Rand eines Segmentes, und an dieser Stelle ist die Chitinhaut fast plötzlich verdünnt zu einer bieg- und faltbaren Gelenkmembran — nicht weil hier kein Muskelzug stattfand, sondern damit die beiden Segmente beweglich verbunden seien. So kann nirgends am ganzen Körper des Gliederthiers die Anpassung des Skelettes in Bezug auf Dicke und Widerstandskraft durch die Funktion selbst geregelt worden sein, sondern nur durch Selektionsprozesse, die jeder Stelle desselben die Dicke zusprachen, die sie braucht, damit der Theil leistungsfähig sei, mag es sich nun um den Widerstand gegen Muskelzug, oder um Biegsamkeit einer Gelenkfalte, um Härte zum Zerbeissen der Nahrung, oder zum Bohren in Holz oder Erde handeln, oder etwa um blosen Schutz gegen äussere Schädlichkeiten.

Es gibt aber auch viele einzelne Funktionen der Gliederthiere, deren Ausübung auf der gleichzeitigen Abänderung mehrerer Skelettheile beruht; so z. B. viele der Sing- und Schrei-Apparate der Insekten. Man hat in jüngster Zeit solche Stimmorgane bei den Ameisen entdeckt, wo sie aus einem kleinen gerillten Feld auf der Oberfläche des dritten Hinterleibssegmentes bestehen und aus einem scharfen Leistchen auf dem vorhergehenden Ring; das Letztere reibt auf dem Ersteren durch Bewegungen der betreffenden Segmente gegeneinander. Ein ganz ähnliches Stridulationsorgan ist schon lange bei der Bienen-Ameise (Mutilla) bekannt, und bei dieser ist der dadurch hervorgebrachte pfeifende Ton auch von unserem Ohr unschwer wahrzunehmen; AUGUST FOREL hat ihn übrigens auch bei den grossen Holzameisen (Camponotus ligniperdus) gehört und als ein »Alarmsignal«, welches sich die Thiere beim Herannahen einer Gefahr geben,

beschrieben, eine Beobachtung, die kürzlich durch WASMAN bestätigt und durch ROBERT WROUGHTON an indischen Ameisen erweitert worden ist. — Alle diese Einrichtungen zum Lautgeben beruhen nun immer auf zwei Organen, von denen das eine den Bogen, das andere die Saite der Geige darstellt; das eine hat ohne das andere keinen Werth, sie müssen also beide gleichzeitig sich ausgebildet haben, und dennoch können sie nicht durch Übung und Vererbung der Übungsresultate entstanden sein, weil sie Beide todte Chitintheile sind, die dadurch, dass sie durch Bewegung der ganzen Hinterleibsringe aneinander gerieben werden, niemals verstärkt, sondern höchstens abgenutzt werden können.

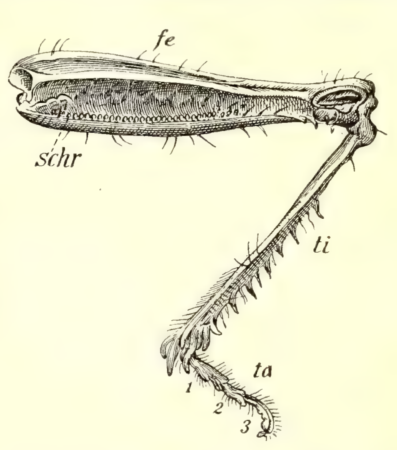


Fig. 91 (wiederholt). Hinterbein einer Heuschrecke, Stenobothrus protorma, nach GRABER. *fe* Oberschenkel, *ti* Unterschenkel, *ta* Fussglieder; *schr* die Schrillleiste.

Ganz ähnlich aber verhält es sich mit den Schrillorganen der Heuschrecken, der Käfer, Gryllen, überall sind es zwei verschiedene Theile, die zusammen erst die Töne geben, die also simultan entstanden sein müssen, und deren Entstehung nicht auf Vererbung von Übungsresultaten bezogen werden kann, vielmehr nur auf Selektion. Es ist also sehr wohl möglich, dass Coadaptation mindestens doch zweier Theile bei gänzlichem Ausschluss des hypothetischen LAMARCK'schen Prinzips stattfindet.

Wenn ich übrigens sage, dass es sich hier nur um zwei einander angepasste Theile handle, so ist das genau genommen, zu Wenig gesagt, denn die Geige, auf der z. B die Gryllen und Heuschrecken spielen, ist eine lange Reihe von zapfenförmigen Chitinhöckern (Fig. 86), die sog. »Stege«, deren jede für sich durch Variation der betreffenden Hautstelle entstanden sein muss. Ich sehe wenigstens keinen Grund zu der Annahme, dass die Chitinfläche, auf welcher die »Stegreihe« heute sich erhebt, aus inneren Gründen gerade in der Linie des Stegs in gleicher Art hätte variiren müssen.

Lehrreiche Beispiele für Zusammenstimmung mehrerer Theile zu gemeinsamer Aktion bei Organen, welche dem LAMARCK'schen Prinzip entrückt sind, bieten auch die vielgestaltigen Einrichtungen zum Reinhalten der Fühler bei den Insekten, dieser zum Leben

so wichtigen Träger der Geruchsorgane (Fig. 102). Hier ist sogar die Anpassung des Ausschnittes in der Tibia der Vorderbeine an die runde Gestalt des durchzuziehenden Fühlers zuweilen eine so auffallende (Fig. 102, *tak*), dass man glauben sollte, sie müsste durch allmäliges Auswetzen entstanden sein; und doch kann daran gar nicht gedacht werden, da es sich nur um harte, todte Chitinflächen dabei handelt, und überdies gar nicht um eine solide Masse, vergleichbar etwa dem Schleifstein, der durch das Messer ausgewetzt wird, sondern um ein hohles dünnwandiges Rohr. In dieser halbkreisförmigen Scharte nun finden sich bei Ameisen, Bienen und Schlupfwespen noch kleine spitze dreieckige Sägezähne (*tak*) dichtgedrängt wie ein Kamm, und der Apparat wird erst dadurch brauchbar, dass über der Scharte ein fester Dorn (*tisp*) steht, dem Ende des Unterschenkels angewachsen, der den Fühler gegen die Scharte andrückt. Bei vielen Arten ist dieser Dorn doppelt, bei anderen mit einem dünnen Kamm oder Wischlappen (Fig. 102, *L*) oder mit Zähnchenreihen, oder mit kurzen Borsten versehen, kurz in der verschiedensten Weise ausgerüstet. Nicht selten z. B. bei Wespen der Gattungen Sphex, Scolia, Ammophila ist der Dorn selbst auch halbkreisförmig gekrümmt mit seiner gegen die Scharte gerichteten Fläche und zwar in verschiedener Weise, entweder durch Krümmung in seiner ganzen Dicke, oder dadurch, dass ein Kamm auf ihm aufsitzt, dessen Innenfläche konkav ist. Ich würde nicht enden können, wollte ich alle die merkwürdigen

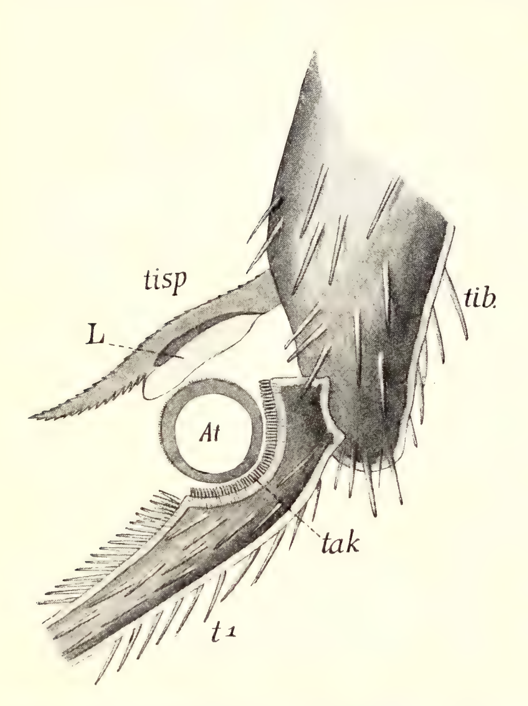


Fig. 102. Putzscharte am Bein einer Biene (Nomada). *tib* Tibia-Ende, t^1 erstes Tarsalglied mit der Putzscharte und ihrem Kamm (*tak*). Zwischen diese und den Tibialsporn (*tisp*) mit seinem Lappenanhang (*L*) ist der Querschnitt des Fühlers eingezeichnet (*At*), zu dessen Reinigung die Putzscharte bestimmt ist. Nach dem Präparat von Herrn Dr. PETRUNKEWITSCH gezeichnet.

Einzelheiten aufzählen, die an den beiden Haupttheilen dieses Apparates angebracht sein können, und die deutlich zeigen, wie sehr ein Zusammenwirken Beider für die Funktion des Fühlerreinigens wesentlich ist. Dieses Ineinandergreifen der beiden Haupttheile kann aber nicht durch das LAMARCK'sche Prinzip erreicht worden sein; die Zusammenpassung muss also auf andere Weise zu Stande kommen können.

Dasselbe lehren die Beine und sonstigen Gliedmassen der Insekten und Krebse, die ja für die verschiedensten Funktionen hergerichtet sind, und deren einzelne Abschnitte zusammenstimmen müssen, soll die Funktion möglich werden. Man denke nur an die mannichfaltigen Scheerenbildungen der Krebse und Skorpione. Hier sieht es auch so aus, als ob der Auswuchs des vorletzten Beinglieds, der als feststehender Arm der Scheere funktionirt, durch direkte Wirkung des Gebrauchs entstanden sein müsste, durch den Druck eines mit dem letzten Beinglied, dem beweglichen Scheerenglied, festgehaltenen Gegenstandes. Kommen doch zahnartige Höcker auf diesem festen Scheerenarm häufig vor (Fig. 103). Aber wie sollen diese durch direkte Wirkung des Druckes entstanden sein, da sie stets vor dem Gebrauch in weichem Zustand angelegt werden, und erst nach der völligen Erhärtung gebraucht werden? Die noch weichen, frisch gehäuteten Krebse, die sog. »Butterkrebse«, verkriechen sich sorgfältig und hüten sich, ihre Glieder zu gebrauchen, ehe sie wieder hart geworden sind. Also auch hier Coadaptation zweier Theile, die selbstständig variiren und vom LAMARCK'schen Prinzip nicht berührt werden.

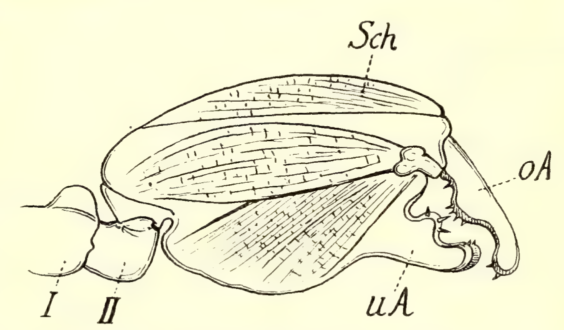


Fig. 103. Scheere an dem Bein eines Krebses, Orchestia. *I*, *II*, die beiden ersten Glieder derselben; *uA* unterer Arm der Scheere, unbeweglicher Fortsatz des vorletzten Beinglieds, *oA* oberer Arm der Scheere, das bewegliche letzte Beinglied, die Höcker und Einbuchtungen der Arme passen ineinander; nach F. MÜLLER.

Aber die Gliedmassen liefern auch Beispiele von komplizirterer Zusammenpassung. So sind die einzelnen Abschnitte der Vorderbeine der Maulwurfsgrylle ungemein stark und ganz verschieden abgeändert, und zwar derart, dass sie zusammen ein vortreffliches Grabwerkzeug bilden. Das Thier schaufelt damit die Erde vor sich

nach Links und nach Rechts auseinander, und zu diesem Behuf macht es die für andere Insekten ganz ungewöhnliche gleichzeitige Bewegungen der beiden Beine nach aussen, und zwar mit einer solchen Kraft, dass RÖSEL VON ROSENHOF dasselbe zwei Körper von je drei Pfund Schwere wegschieben sah. Hier sind nun vier Haupttheile des Beines (Fig. 104), die Coxa, der Oberschenkel (*fe*), Unterschenkel (*tib*) und die Tarsen so aneinander angepasst in Form, Einlenkungsstelle, Dicke des Skelettes und Grösse, dass sie nicht anders, als gemeinsam abgeändert haben können, aber ein jedes der Stücke in eigenthümlicher Weise. Am sonderbarsten sieht die kurze breite, mit vier grossen und harten Zähnen versehene Tibia aus, die das Einhauen in den Boden, nach Art des Grabscheits zu besorgen hat, während die unverhältnissmässig dünnen und schwachen Tarsalglieder, deren letztes zwei ganz gerade Dornen, statt Klauen trägt, nach oben gerichtet sind, den Boden nicht berühren und zum Gehen nicht mehr benutzt werden. RÖSEL meint wohl ganz richtig, dass sie zum Reinigen des Grabscheits benutzt würden, wenn dieses sich mit Erde verstopfe, da die Thiere es mit dem Mund nicht zu reinigen vermöchten. Durch direkte Wirkung des Gebrauchs können diese ganz ungewöhnlich gebildeten Theile der Gliedmasse hier schon deshalb nicht zu Stande gekommen sein, weil sonst nicht die breiten Flächen derselben, sondern die schmalen Kanten als die das Erdreich am leichtesten durchschneidenden nach aussen gerichtet sein müssten. Die seltsame zuerst konkave, dann konvexe Biegung der Aussenfläche des Grabfusses ist genau so gebogen, wie sie zum Einschneiden in die Erde und darauf folgendem Zurseiteschieben derselben am zweckmässigsten ist, nicht aber so, wie sie geworden sein würde, wenn die Chitinwand dem Druck des Erdreichs nachgegeben, sich ihm anbequemt hätte. Da es sich aber um Chitinskelett handelt, kann von direkter Wirkung des Gebrauchs überhaupt keine Rede sein, und es muss also, wie mir scheint, anerkannt werden, dass hier mindestens eine Coadaptation von sieben, unabhängig voneinander sich verändernden Theilen ohne Mitwirkung des LAMARCK'schen Prinzips vorliegt.

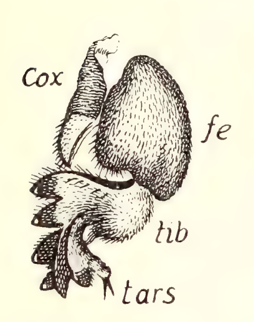


Fig. 104. Grabbein der Maulwurfsgrylle, Gryllotalpa; *cox* Einlenkungsstück an der Brust des Thiers (*coxa*), *fe* das kurze, breite Femur, *tib* die Tibia zu einem breiten Grabscheit umgestaltet mit sechs grossen und scharfen Zähnen, *tars* die Fussglieder, die nach oben gerichtet zum Gehen nicht mehr gebraucht werden können; nach RÖSEL.

Es liessen sich aber noch weit komplizirtere Fälle anführen, wenn wir im Stande wären, den funktionellen Werth der einzelnen Theile des Flügelgeäders bei den verschiedenen Insekten genau abzuschätzen, denn bekanntlich dient dieses Geäder dem Systematiker zur Definirung der Gattungen vor Allem bei Schmetterlingen und Hymenopteren, d. h. es ändert sich von Gattung zu Gattung in charakteristischer Weise, offenbar entsprechend den Verschiedenheiten der Flügelform und des Fluges selbst. Leider aber sind wir noch weit davon entfernt, mehr als ganz allgemeine Vermuthungen über die Zweckmässigkeit der Verlängerung, Verstärkung, oder umgekehrt der Verkümmerung und des gänzlichen Wegfalles dieser oder jener Ader zu machen. Aus den extremen Fällen, also z. B. der reichen Aderung bei guten Fliegern mit grossen Flügeln, der spärlichen bei schlechten Fliegern mit kleinen Flügeln sieht man aber wenigstens soviel, dass die Stärke und auch die Art der Aderung in genauem Zusammenhang mit der Funktion des Flügels steht, was sich freilich von vornherein annehmen liess. Nun sind aber die Flügeladern, soweit sie als Stützapparat der schwachen Flügelmembran dienen, reine Chitinbildungen, Skeletttheile, ja solche, die nicht einmal erneut werden von Zeit zu Zeit, wie die Skeletttheile der Beine und vieler anderen Theile des Insektes. So wie sie zuerst als weiche Zellenstränge angelegt werden in der Puppe, so bleiben sie, und in Übung treten auch sie erst dann, wenn sie völlig hart geworden sind. Sie können also in der phyletischen Entwicklung der Arten und Gattungen niemals durch den Gebrauch selbst verändert worden sein, und das LAMARCK'sche Prinzip kann keinen Antheil an ihren Veränderungen gehabt haben. Wenn sie also dennoch den feinsten, für uns nicht genau nachweisbaren, Veränderungen der ganzen Flugfläche und Flugart nachfolgen, wie der Schatten dem dahinwandelnden Menschen, so muss es noch ein anderes Prinzip geben, das das Organ der Funktion anpasst, und dies muss im Stande sein, die grosse Zahl einzelner Flügeladern stets derart einander anzupassen, wie es für die Gesammt-Funktion das Vortheilhafteste ist. Hier haben wir also ein ganz entsprechendes Bild, wie es sich auch bei der Abänderung eines zu gemeinsamer Aktion zusammenwirkenden Systems aktiv funktionirender Theile bietet, also etwa in dem anfänglich erörterten Fall des Hirsch-Geweihes.

Andere noch komplizirtere Beispiele von harmonischer Zusammenpassung passiv funktionirender Theile liefern die Zeichnungen

der Thiere, z. B. des Schmetterlingsflügels. Die Farben wirken hier nur passiv, mögen sie durch Pigmente allein oder durch Strukturen, oder durch Beides zusammen hervorgebracht werden. Wenn sich die Färbung einer Fläche adaptiv verändert, so kann dies nicht auf einer Aktion der Farbe beruhen, sondern auf Anpassung durch Selektion. Dennoch gibt es bekanntlich zahlreiche Schmetterlingsflügel, deren Fläche ganz verschiedenartige Farben und Farbennüancen auf ihren verschiedenen Parthien aufweisen, und zwar derart, dass sie zusammen ein Bild geben, das Bild eines Blattes, einer Rinde, eines mit Flechten bewachsenen Steins, eines Auges u. s. w. Hier stehen also auch die einzelnen Farbenflecke in bestimmter indirekter Beziehung zu einander; obgleich in ihrem Variiren unabhängig voneinander, sind sie doch nicht zufällig und gleichgültig, sondern sie wirken zu einem gemeinsamen Bild zusammen: harmonische Anpassung vieler Theile mit völligem Ausschluss des LAMARCK'schen Prinzips.

Man wird mir vielleicht einwerfen, das Bild komme hier nicht auf einmal, sondern sehr langsam, im Laufe langer Generations- ja Art-Folgen zusammen. Gewiss muss es so sein; aus einfachen Anfängen heraus komplizirte und vervollkommnete es sich langsam im Laufe langer Zeitfolgen. Das liegt im Prinzip der Selektion, wie wir es verstehen. Aber glaubt man etwa, dass das Riesengeweih des Torfhirsches in wenigen Generationen ausgebildet worden sei? Sollten hier nicht auch zahlreiche Geschlechter aufeinander gefolgt sein, ehe das primitive Hirschgeweih sich zu solcher Mächtigkeit gesteigert hatte? Wenn das aber angenommen werden muss, so war viele Zeit gegeben für die vom Keim ausgehende Anpassung der sekundär abzuändernden Theile, der Muskeln, Bänder, Nerven und Knochen; denn alle diese Theile funktioniren aktiv, und können innerhalb des Einzellebens gesteigerten Ansprüchen, wie sie eine geringe Vergrösserung des Geweihes an sie stellt, ohne Schwierigkeit genügen. Das sind doch gerade die sicheren und unbezweifelbaren Folgen der Übung, des stärkeren Gebrauches, dass die geübten Theile kräftiger werden.

So durfte denn die passende Keimes-Variation der sekundär abzuändernden Theile auch etwas auf sich warten lassen, ohne dass gleich das Individuum von geringerer Güte wurde und im Kampf ums Dasein unterliegen musste. Ich will damit aber keineswegs behaupten, dass darin schon die volle Erklärung der Coadaptations-Erscheinung gegeben sei, ich glaube vielmehr, Ihnen bald zeigen zu können, dass wir das Überwiegen günstiger Variationsrichtungen in

diesen Fällen voraussetzen dürfen, dass also ein indirekter Zusammenhang zwischen der Nützlichkeit einer Variation und ihrem wirklichen Auftreten besteht.

Zunächst muss ich aber noch die andere Gruppe von Thatsachen berühren, auf die ich hingewiesen habe, und die ebenfalls zeigt, dass die gleichzeitige Zusammenpassung verschiedener Theile unter Umständen erfolgen kann, mit Ausschluss des LAMARCK'schen Prinzips. Es sind das die Thatsachen, welche uns die sterilen Formen jener Arten von Insekten darbieten, welche wie Bienen, Termiten und Ameisen in grossen Gesellschaften zusammenleben.

Besonders Ameisen und Bienen beanspruchen hier unser Interesse, weil sie seit geraumer Zeit schon von einer Reihe ausgezeichneter Forscher scharf beobachtet, und in den meisten ihrer Lebensfunktionen genau überwacht worden sind. Gibt es doch seit dem »alten PETER HUBER« in Genf immer wieder treffliche Beobachter, welche fast ihre ganze Lebensarbeit und Begabung an die immer vollständigere Erforschung dieser merkwürdigen Thiere gesetzt haben. Hier interessiren sie uns deshalb, weil bei ihnen im Laufe des Gesellschaftslebens eine Art von Individuen entstanden ist, welche sowohl von den Männchen, als den Weibchen im Bau ihres Körpers in vielen Theilen abweicht, obschon sie unfruchtbar ist, und sich nicht, oder doch nur so ausnahmsweise fortpflanzt, dass dies für die Entstehung ihres heutigen Körperbaues nicht in Betracht kommt. Bekanntlich sind diese sog. Neutra oder besser Arbeiterinnen bei Bienen und Ameisen Weibchen, die sich aber von den ächten Weibchen nicht nur durch geringere Grösse und durch Unfruchtbarkeit unterscheiden, sondern noch durch vieles Andere. Bei den Ameisen z. B. sind sie durchweg flügellos, und haben zugleich einen viel kleineren und anders geformten Thorax, sowie einen grösseren Kopf. Was aber am meisten auffällt ist die Veränderung ihrer Instinkte, denn während die Weibchen nur für die Fortpflanzung sorgen, sich begatten und Eier legen, sind es die Arbeiterinnen, welche die ausschlüpfenden, gänzlich hülflosen Larven füttern, reinigen, an sichere Orte bringen, die Puppen in die wärmende Sonne tragen und später wieder zurück in den schützenden Bau, welche auch diesen Bau selbst aufrichten und in Stand halten, nachdem sie das Material dazu herbeigeschleppt oder zubereitet hatten; sie sind es auch allein, welche den Stock gegen feindliche Angriffe vertheidigen, welche räuberische Züge unternehmen, den Bau anderer Ameisen anfallen, und hartnäckige Kämpfe mit denselben eingehen.

Wie konnten nun alle diese Eigenthümlichkeiten entstehen, da doch die Arbeiterinnen sich nicht oder nur ausnahmsweise fortpflanzen und auch wenn sie dies thun, zur Begattung nicht fähig sind, und deshalb — bei Bienen wenigstens — nur männliche Nachkommen liefern können? Offenbar nicht durch Vererbung der Resultate von Gebrauch oder Nichtgebrauch, da sie eben keine Nachkommen liefern, auf die Etwas vererbt werden könnte.

HERBERT SPENCER hat versucht, die Behauptung durchzuführen, dass die Eigenschaften der heutigen Arbeiterinnen schon im präsozialen Zustand derselben, also ehe die Ameisen schon Staaten bildeten, vorhanden gewesen wären, und sich also nicht erst neu gebildet, sondern nur erhalten hätten, allein wenn man das auch für Brutpflege und Bautrieb zugeben wollte, so bleibt doch so vieles Andere übrig, was damals nicht schon vorhanden gewesen sein kann, dass die Frage nach dem Ursprung dieser neuen Eigenschaften unverändert fortbestehen bleibt. Die Flügel z. B. können bei den Ameisen erst verloren gegangen sein, als Weibchen auftraten, die sich nicht fortpflanzten, denn die Begattung der Ameisen ist mit einem Hochzeitsflug hoch in die Luft verbunden. Die Flügel fallen auch nicht etwa den Arbeiterinnen nur aus, sondern sie werden überhaupt nicht ausgebildet in der Puppe; sie werden, wie DEWITZ zeigte, zwar heute noch in der Larve als Imaginalscheiben angelegt, aber vom Puppenstadium an verkümmern sie, und die Segmente der Brust, an welcher sie sitzen, erscheinen ebenfalls klein und abgeändert. Es muss also hier eine Abänderung des Keimplasmas eingetreten sein, welche es mit sich bringt, dass die Flügel-Anlagen sich nicht mehr, und dass der Thorax sich anders als zu der Zeit entwickelt, wo die Thiere noch fruchtbar waren.

Nun ist freilich gesagt worden, es sei nicht nöthig, eine Abänderung des Keimplasmas anzunehmen, die Verkümmerung der Flügel könne durch minderwerthige Ernährung der Larve hervorgerufen sein. Man stützt sich dabei auf die Thatsache, dass bei den Bienen in der That die Arbeiterinnen aus denjenigen weiblichen Larven hervorgehen, welche mit einer geringeren und stickstoffärmeren Nahrung versorgt werden, während die Königinnen durch reichlichere und stickstoffhaltigere Nahrung aus denselben weiblichen Larven hervorgehen.

Wenn wir nun auch einen ähnlichen Unterschied in der Ernährungsweise für die meisten Ameisen schon deshalb annehmen dürfen, weil die Arbeiterinnen derselben meist erheblich kleiner sind, als die fruchtbaren Weibchen, so ist es doch völlig irrthümlich, daraus zu

schliessen, dass hier lediglich ein Effekt verschiedener Ernährung vorläge. Niemals noch ist durch schlechte und kümmerliche Nahrung ein einzelnes Organ zum Ausfall bestimmt worden, vielmehr verkümmert dann das ganze Thier in allen seinen Theilen, fällt klein und schwach aus. Wie oft sind schon die Raupen verschiedener Arten auf Hungerration gesetzt worden, aus experimentellen Gründen, oder um recht kleine Schmetterlinge zu erhalten, noch niemals aber sind dadurch einzelne Organe, etwa die Fühler, Beine oder Flügel ausgeblieben oder verkümmert. Ich habe selbst viele Versuche mit den Maden der Schmeissfliege in der Weise angestellt, dass ich ihnen von erster Jugend an so wenig Nahrung gab, als möglich war, ohne sie dem Verhungern preiszugeben; niemals aber lieferten solche Larven Fliegen ohne oder mit rudimentären Flügeln.

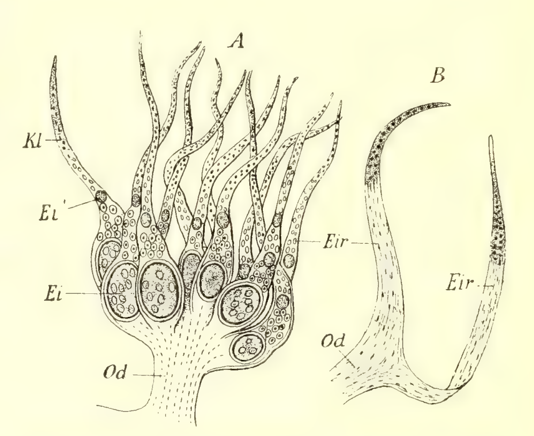


Fig. 105. Eierstock eines fruchtbaren Ameisen-Weibchens und einer Arbeiterin. *A* Ein Eierstock von Myrmica laevinodis mit vielen Eiröhren, in denen je ein nahezu reifes Ei (*Ei*) und ein jüngeres (*Ei'*). *B* Eierstöcke von einer Arbeiterin von Lasius fuliginosus; jeder Eierstock hat nur eine Eiröhre ohne reifende Eizellen; nach ELIZABETH BICKFORD.

Ebensowenig aber hatten diese Hungerfliegen verkümmerte Eierstöcke, vielmehr vollständig entwickelte, mit der vollen Zahl der Eiröhren versehene. Gerade darüber sollten mir diese Versuche Aufschluss geben, denn auch die Verkümmerung der Eierstöcke sollte nach der Ansicht meiner Gegner eine direkte Folge der minderwerthigen Ernährung sein. Sie ist es ebensowenig. Besondere, auf meine Veranlassung unternommene Untersuchungen von Miss ELIZABETH BICKFORD an Ameisen ergaben, dass die anatomischen Resultate früherer Forscher, wie ADLERZ und LESPÈS in Bezug auf die Verkümmerung der Ovarien bei den Arbeiterinnen völlig richtig waren, dass in der That die »Verkümmerung« der Eierstöcke nicht etwa blos in einem Kleinbleiben der Eiröhren und Eianlagen besteht, sondern in einer Herabminderung der Anzahl der Eiröhren (Fig. 105); die Arbeiterinnen haben stets weniger Eiröhren, als die Weibchen derselben Art, und was

besonders bedeutungsvoll ist: die Reduktion der Eiröhren ist bei verschiedenen Arten von Ameisen verschieden weit vorgeschritten. Bei der rothen Waldameise (Formica rufa) haben die Arbeiterinnen noch 12—16 Eiröhren, bei der Wiesen-Ameise (Formica pratensis) nur acht, sechs oder vier, bei Lasius fuliginosus finden sich gewöhnlich nur zwei (eine auf jeder Seite), und bei der kleinen Rasenameise, Tetramorium caespitum, sind überhaupt keine Eiröhren mehr vorhanden. Wir haben es also hier mit einem phylogenetischen Prozess der Rückbildung zu thun, der bei verschiedenen Arten verschieden weit vorgeschritten ist, und nur bei einer Art völlig beendet (Tetramorium). Es verhält sich so, wie ich früher schon sagte: »Der Ausfall eines typischen Organs ist kein ontogenetischer Prozess, sondern ein phylogenetischer, er beruht nicht »auf den blossen Ernährungseinflüssen, welche die Entwicklung des einzelnen Individuums treffen, sondern stets auf Änderungen der Keimesanlagen, wie sie allem Anschein nach nur in langen Generationsfolgen zu Stande kommen können«[1].

Man hat diesem Satz eine Beobachtung von O. VOM RATH entgegen gehalten, nach welcher drei Drohnen-Larven, die von den Arbeiterinnen irrthümlicherweise mit Königinnenfutter ernährt worden waren, an ihren Geschlechtsorganen auffallende Hemmungsbildungen aufwiesen. Die Hoden enthielten nur unreifen Samen (dicht vor dem Ausschlüpfen aus der Puppe) und der Copulationsapparat fehlte ganz. Dass durch die »ungewohnte Mästung« die Hoden gewissermassen fettig degenerirten, ist nicht erstaunlich, ob aber das Fehlen des Copulationsapparates auf die abnorme Ernährung bezogen werden darf, scheint mir doch sehr fraglich; ob nicht eine abnorme Beschaffenheit des Keimplasmas in diesen Eiern die Ursache war, müsste erst durch Untersuchung zahlreicherer Fälle klar gestellt werden. Leider ist es mir bisher nicht gelungen, neues Material zur Entscheidung dieser Frage zu erhalten[2].

Nach alledem sehen Sie wohl, dass man nicht berechtigt ist, weder den Wegfall der Flügel noch die Reduktion der Ovarien als

[1] »Äussere Einflüsse als Entwicklungsreize«, Jena 1894.

[2] Nach Vollendung des Manuskriptes sehe ich, dass diese Entscheidung schon vor drei Jahren gefallen ist, indem KOSHEWNIKOW Gelegenheit hatte, Drohnenpuppen zu untersuchen, welche abnormerweise in Königinnenzellen, also mit Königinnenfutter aufgezogen worden waren. Er fand die Geschlechtsorgane derselben völlig normal, und meint mit mir, dass es sich in dem VOM RATH'schen Fall um Missbildungen aus anderer Ursache gehandelt haben müsse. (Siehe das Referat von VON ADELUNG über die russisch geschriebene Abhandlung im »Zool. Centralblatt vom 10. Sept. 1901.)

eine direkte Folge der minderwerthigen Ernährung der Arbeiterinnen im Larvenzustand anzusehen; sollten Sie aber noch Zweifel haben, so will ich nicht unerwähnt lassen, dass es unter unseren einheimischen Ameisen zwei Arten gibt, deren Arbeiterinnen ebenso gross sind, als die fruchtbaren Weibchen, und dass in den Tropen von Amerika eine Art vorkommt, Myrmecocystus megalocola, welche sogar Arbeiterinnen besitzt, die grösser sind, als die ächten Weibchen; das heisst aber nichts Anderes, als dass dieselben mehr Futter erhalten haben, als die Weibchen, wenn auch vielleicht, ja wahrscheinlich, nicht ganz dasselbe.

Wir können also schon aus diesen jetzt angeführten Thatsachen den sicheren Schluss ziehen, dass die Unterschiede im Bau, welche die Arbeiterinnen von den ächten Weibchen trennen, nicht blos auf dem einmaligen Einfluss minderwerthiger Nahrung beruhen können, sondern auf abgeänderter Keimesanlage; wir werden uns vorzustellen haben, dass im Keimplasma der Ameisen ausser männlichen und weiblichen Iden auch besondere Ide der Arbeiterinnen enthalten sind, deren Flügel- und Ovarien-Determinanten in irgend welchem Grade verkümmert, die Determinanten anderer Theile, des Gehirns z. B. stärker ausgebildet sind. Die Ernährungsweise aber, vielleicht die Beimischung besonderer Sekrete der Speicheldrüsen wirkt in erster Linie als ein Reiz, der entweder die eine oder die andere Art der Ide auslöst, d. h. aktiv werden, in Entwicklung treten lässt.

Ein Beweis für diese Auffassung scheint mir vor Allem auch in der Existenz von Zwischenformen zu liegen zwischen Arbeiterinnen und ächten Weibchen, wie sie zuerst durch A. Forel zu allgemeiner Kenntniss kamen. Vielleicht würde man dieselben besser »Mischformen« nennen, denn ihre verschiedenen Theile halten nicht etwa gleichmässig die Mitte zwischen den beiden Typen, sondern manche Theile sind nach dem Typus der Arbeiterin, andere wieder nach dem des ächten Weibchens gebaut. So fand Forel zwei Mal ein Nest der rothen Waldameise, in welchem eine Menge von solchen Mischformen enthalten waren, die alle den kleinen Kopf und grossen, buckligen Thorax der Königin besassen, sonst aber den Arbeiterinnen in Ansehen und Grösse glichen, auch in Bezug auf die Verkümmerung des Ovariums. Viele davon waren sehr klein, nämlich nur 5 mm lang, hatten also jedenfalls nur wenig Futter erhalten, und nach der Theorie der direkten Bewirkung müssten sie reine Arbeiterinnen geworden sein. Wenn sie nun doch Kopf und Thorax der Königinnen besassen, so liegt darin ein Beweis, dass die Charaktere beider

Individuenformen im Keimplasma schon als Anlagen begründet sind, und zwar als ganze Ide. Unter normalen Verhältnissen wird immer nur die eine Art dieser Ide aktiv, entweder die Arbeiterinnen-Ide oder die Königinnen-Ide, unter abnormen Verhältnissen aber können sie auch gleichzeitig in Thätigkeit gerathen, und dann prägen sie dem einen Körpertheil königliche, dem anderen arbeiterliche Gestalt auf. Eines der beiden erwähnten Nester beobachtete FOREL in zwei aufeinander folgenden Jahren, und fand beide Male die Mischformen[1] in Menge, im zweiten Jahr eine grosse Menge frisch ausgeschlüpfter Individuen derselben. Ich habe früher schon aus dieser Beobachtung geschlossen, dass die Mischlinge wahrscheinlich in beiden Jahren die Kinder derselben Mutter gewesen sein möchten, und das kann auch sehr wohl sich so verhalten haben; mein weiterer Schluss hingegen, dass die Mischlinge in einer abnormen Beschaffenheit des Keimplasmas der mütterlichen Eier ihren Grund haben müssten, scheint mir heute nicht mehr so zwingend, wie damals, weil wir inzwischen durch den unermüdlichen Ameisenforscher Pater WASMANN einen anderen Weg der Erklärung dieser Mischformen als möglich kennen gelernt haben, der zwar auch nur auf einer Vermuthung beruht, aber zugleich so interessant ist, dass ich ihn doch in Kürze mittheilen möchte.

Wie FOREL und ich selbst, so hatte auch Pater WASMANN früher den Grund dieser Art von Mischformen (der sog. pseudogynen Arbeiterinnen) in einer abnormen Beschaffenheit des Keimplasmas vermuthet, er hält sie aber jetzt für Produkte einer Art von Umzüchtung, welche die fütternden Arbeiterinnen mit ursprünglich weiblichen, d. h. königlichen Larven vornahmen, weil es ihnen an Arbeiterinnen fehlte. Die Hypothese klingt sehr kühn, aber sie wird wenigstens insofern gut gestützt, als wirklich ein Grund dafür vorliegt, dass in einzelnen Ameisen-Kolonien zu bestimmter Zeit Arbeitermangel eintreten muss, welcher dann seinerseits die die Larven fütternden Arbeiterinnen allerdings bestimmen könnte, weiblichen Larven nachträglich noch Arbeiterfutter zu geben, um aus ihnen sich die mangelnden Gehilfen zu erziehen.

Dieser Grund liegt in der gelegentlichen Anwesenheit eines schmarotzenden Käfers, Lomechusa strumosa, dessen Larven sonderbarerweise von den Ameisen gepflegt und gefüttert werden, wie ihre eigenen, die aber zum Dank dafür die Larven der Ameisen fressen und oft in

---

[1] Es gibt verschiedene Arten von Mischformen der Ameisen, die wohl in recht verschiedenen Verhältnissen ihren Grund haben, wie FOREL, WASMANN und EMERY eingehend dargelegt haben.

Menge vertilgen. Da nun, wie WASMANN berichtet, die Schmarotzerlarven gerade zu einer Zeit heranwachsen, in welcher die Ameisen ihre Arbeiterinnen aufziehen, so fallen gerade diese den Lomechusa-Larven zum Opfer, und die Folge davon, d. h. ein Mangel an jungen Arbeiterinnen muss sich dann bald fühlbar machen. Nun suchen die Arbeiterinnen diesen Ausfall dadurch zu ersetzen, dass sie alle noch verfügbaren, bisher zu Königinnen bestimmten Larven zu Arbeiterinnen umzüchten. Das gelingt ihnen aber nur halb, weil die Entwicklung zu ächten Weibchen bereits in Gang gesetzt ist; so entstehen also Mischformen.

Diese Erklärung würde in der Luft schweben, wenn wir nicht wüssten, dass bei den Bienen solche Umzüchtungen gar nicht selten vorkommen, nämlich regelmässig dann, wenn die Königin eines Stockes zu Grunde gegangen ist, und keine weiblichen Eier mehr vorräthig sind; es werden dann junge Arbeiterlarven mit königlichem Futter versehen, und diese entwickeln sich dann zu Königinnen. Jedenfalls haben es also diese Insekten in ihrer Macht, durch spezifische Ernährungsweise entweder die Weibchen-Ide oder die Arbeiterinnen-Ide zur Thätigkeit auszulösen, und es hat durchaus nichts Widersinniges, auch ein Alterniren dieses Einflusses im Laufe der Entwicklung für möglich zu halten, da wir ja Ähnliches auf dem Gebiet der sekundären Sexualcharaktere als thatsächlich vorkommend kennen, z. B. das Auftreten der männlichen Schmuckfarben bei steril gewordenen Entenweibchen.

Allerdings aber entstehen bei der eben berührten Umzüchtung von Bienenlarven reine Königinnen und keine Mischformen, und so werden wir es noch für unentschieden halten müssen, ob die WASMANN'sche Erklärung hier die richtige ist, oder ob nicht doch eine abnorme Beschaffenheit des Keimplasmas die Ursache von diesen oder anders gearteten Mischformen der Ameisen abgiebt. In jedem Falle ruht doch auch die »Lomechusa-Hypothese« auf der Annahme verschiedenartiger Ide im Keimplasma, wie auch Pater WASMANN ausdrücklich anerkennt, und die Unterschiede zwischen Arbeiterin und Königin bei den Ameisen haben darin ihren Grund, nicht aber direkt in der Art des Larvenfutters. Befänden sich nicht besondere Ide für die verschiedenen Individuenarten im Keimplasma, so könnte zwar vielleicht durch Nahrungsunterschiede auch eine Art von Vielgestaltigkeit des Stockes entstehen, aber niemals eine solche, wie wir sie vor uns sehen, d. h. eine auf Anpassung beruhende, scharfe funktionelle Scheidung der Personen. Das setzt Elemente des Keims

voraus, die sich langsam und stetig in bestimmter Richtung verändern können, ohne dass der ganze übrige Keim sich mitverändert.

Durch diesen Stand der Sache gewinnt die phyletische Ausbildung der Arbeiter eine grosse theoretische Bedeutung, sie wird zum Beweis, dass positive wie negative Abänderungen der verschiedensten Körpertheile, dass gleichzeitige und korrelative Abänderungen vieler Theile im Laufe der Phylogenese geschehen können, ohne Mitwirkung des LAMARCK'schen Umwandlungsfaktors. Ich habe bisher noch keinen Nachdruck auf die Grösse der vorkommenden Unterschiede zwischen Arbeiterinnen und Königinnen gelegt; jetzt aber muss ich hinzufügen, dass diese weit hinaus gehen können über das Mass, welches wir bei unseren gewöhnlichen einheimischen Ameisen beobachten, und zwar sowohl in Bezug auf Instinkte, als in Bezug auf die Körperform. Schon bei der rothen Amazonen-Ameise der Westschweiz, Polyergus rufescens, tritt der ganz neue Instinkt[1] auf, die Puppen anderer Ameisen-Arten zu rauben, nicht um sie zu verzehren, sondern um sie in das eigene Nest zu schleppen und sog. »Sklaven« daraus zu gewinnen. Denn diese im fremden Nest ausschlüpfenden Arbeiterinnen der fremden Art betrachten natürlich die Stätte ihrer Geburt als ihre Heimath und thun dort, was ihr Instinkt ihnen vorschreibt, und was sie auch im Bau ihrer Eltern gethan haben würden: d. h. sie füttern die Larven, versorgen die Puppen, schleppen Nahrung und Baumaterialien herbei u. s. w. Dadurch wurde nun die haushälterische Thätigkeit der Herren-Arbeiterinnen überflüssig, sie entwöhnten sich derselben, und haben es heute vollständig verlernt, ihre Brut zu pflegen, Nahrung zu holen und den Bau zu unterhalten. Ja sie haben sogar verlernt, selbst zu fressen, weil sie von den »Sklaven« stets gefüttert wurden. FOREL berichtet uns — und ich habe selbst den Versuch wiederholt — dass Polyergus-Arbeiterinnen, die eingesperrt werden mit einem Honigtropfen am Boden des Gefängnisses, diese ihre Lieblingskost unberührt lassen und schliesslich verhungern, wenn man ihnen nicht einen ihrer »Sklaven« beigibt. Sobald dies aber geschieht, und der »Sklave« den Honig bemerkt, geniesst er davon, und nun kommt die Herrin, streichelt ihn mit den Fühlern als Zeichen

[1] »Neu« insofern, als dieser Instinkt den meisten Ameisenarten nicht zukommt, auch bei den ältesten Vorfahren der heutigen Ameisen noch nicht vorhanden war; es gibt aber heute auch bei uns Arten, die ihn besitzen.

der Bitte, bis er die Bittende aus seinem Kropf zu füttern sich herbeilässt.

Während aber die Polyergus-Arbeiterinnen ihre häuslichen Gewohnheiten, ja das Erkennen ihrer Nahrung verlernt haben, sind merkwürdige Veränderungen an ihren Kiefern vorgegangen; dieselben haben die stumpfen Zähne des Innenrandes der anderen Arten, wie sie zum Verarbeiten der Nahrung, zum Packen von Baumaterial und anderen häuslichen Verrichtungen zweckmässig sind, verloren, und ihre Kiefer sind säbelförmig gekrümmte spitze Waffen geworden, sehr geeignet, ihren Feinden den Kopf zu durchbohren, aber auch sehr zweckmässig zum Puppenraub, da sie die Puppe damit umfassen können, ohne sie zu verletzen.

Niemand wird nun zweifeln, dass die Raubzüge der Amazonen-Ameise und das Sklavenmachen erst angenommen werden konnten, nachdem das Zusammenleben in grossen Gesellschaften längst schon bestanden hatte, und so beweist also dieser Fall, dass Veränderungen der Instinkte, wie des Körpers auch dann noch eintreten konnten, als die Arbeiterinnen längst schon unfruchtbar geworden waren. Der Fall ist um so lehrreicher, als es hier wieder ganz so aussieht, als ob es sich um die Vererbung von neu angenommenen und vererbten Lebensgewohnheiten handle, während doch diese Amazonen Nichts vererben können, weil sie keine Nachkommen hervorbringen. Wenn aber hier alte Instinkte verloren gehen, neue erworben werden können, wo die Möglichkeit einer jeden Vererbung überhaupt ausgeschlossen ist, so sehen wir daraus, dass die Natur des LAMARCK'schen Umwandlungsfaktors nicht bedarf zu ihren Um- und Neugestaltungen.

Wenn man sich aber klar machen will, dass es sich bei diesen Veränderungen nicht blos um Abänderung einzelner Theile, sondern um solche vieler, zusammenwirkender Theile handelt, so braucht man nur an die noch auffallenderen körperlichen Umwandlungen zu denken, welche bei manchen der tropischen Ameisen eingetreten sind und zu einer Zweigestaltigkeit der Arbeiterinnen geführt haben. Bei vielen Arten findet man allerdings nur Grössenunterschiede, so dass man grosse und kleine Arbeiterinnen unterscheiden kann, von denen die Ersteren manchmal fünf Mal so gross sind, als die Letzteren, aber schon bei unserer in Italien häufigen, südeuropäischen Pheidole megalocephala sind die grossen Arbeiter auch im Bau verschieden von den kleinen, haben einen enormen Kopf mit mächtigen Kiefern und werden gewöhnlich als »Soldaten« bezeichnet, wie sie

denn auch wirklich mit der Vertheidigung der Kolonie betraut sind. Hat doch z. B. EMERY bei der in Baumstämmen wohnenden Ameise Colobopsis truncata direkt beobachtet, wie die mit enormen Köpfen versehenen »Soldaten« Eingänge zum Bau sperrten, bereit jeden Eindringling mit ihren grossen Kiefern zu packen. Bei der Sauba-Ameise (Oecodoma cephalotes) hat BATES sogar drei dem Bau und der Grösse nach verschiedene Arbeiterinnen beschrieben, und wenn er auch ihre besonderen Funktionen nicht bestimmt feststellen konnte, so unterliegt es doch keinem Zweifel, dass sie solche haben, und dass die

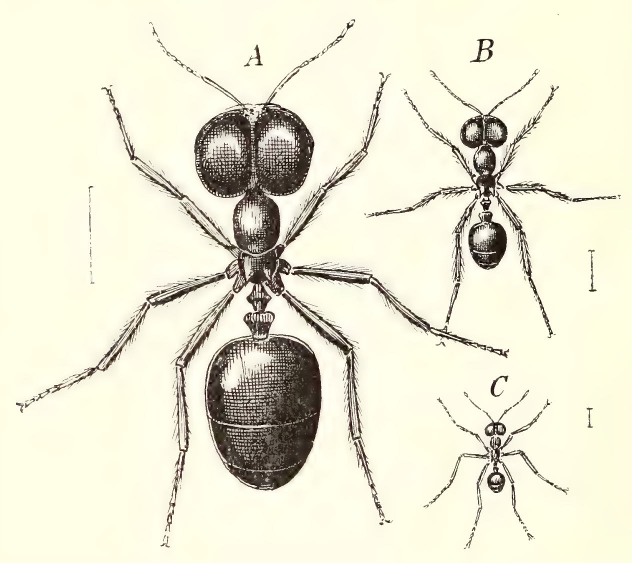


Fig. 106. Drei Arbeiterinnen derselben Ameisenart Pheidologeton diversus aus Indien, nach Exemplaren aus dem Besitz von Professor AUGUST FOREL gezeichnet. *A* grösste Arbeiterform, *B* mittlere, *C* kleinste Arbeiterform.

Abweichungen in ihrem Bau eben für besondere Funktionen berechnet sind. Ähnlich verhält es sich mit der in Fig. 106 abgebildeten indischen Ameise, Pheidologeton diversus, deren drei Arbeiterformen ich der Güte des Herrn Professor AUGUST FOREL verdanke.

Wenn wir nun bedenken, dass die Vergrösserung des Kopfes und der Kiefer eine erhebliche Verdickung des Skelettes dieser Theile, sowie eine Verstärkung der Kopfmuskulatur mit sich führen musste, so folgt daraus, dass auch die Belastung des Körpers dadurch eine grössere wurde, dass also, ganz wie im Falle des an Schwere zunehmenden Hirschgeweihes, das Skelett des Thorax ebenfalls dicker und schwerer

werden musste, die Muskeln und Nerven der Beine stärker, die Gelenkverbindungen widerstandsfähiger, kurz dass eine lange Reihe von Veränderungen anderer Theile auch hier gleichzeitig eintreten musste, damit die primäre Abänderung gebrauchsfähig, und dem Thiere selbst nicht verderblich wurde. Wir haben also von Neuem wieder einen Beweis dafür vor uns, dass Coadaptation vieler Theile ohne jede Mitwirkung des LAMARCK'schen Prinzips eintreten kann, dass es einen anderen Faktor geben muss, der dies bewirkt.

Wo aber sollte dieser liegen, wenn nicht in Selektionsvorgängen, in der Bevorzugung der passenden Variationen unter den überhaupt vorkommenden? Wir stehen hier vor der Alternative, entweder diesen Faktor zu einer genügenden Erklärung auszubilden, oder aber auf jede Erklärung zu verzichten. Die Anwendung des Selektionsprinzips ist nun gerade in Bezug auf die Neutra der staatenbildenden Insekten keineswegs einfach, denn da die Arbeiterinnen steril sind, so kann eine Umgestaltung derselben durch Züchtungsprozesse nicht direkt an ihnen ansetzen; die passend variirenden Arbeiterinnen können nicht zur Nachzucht ausgewählt werden, sondern nur ihre Eltern, die Geschlechtsthiere, und zwar je nachdem sie bessere oder schlechtere Arbeiter liefern. So hat auch schon DARWIN die Sache aufgefasst, und seine Auffassung wird bestätigt durch eine Eigenthümlichkeit in der Zusammensetzung dieser Thierstaaten, deren Bedeutung man erst in Bezug auf diese Frage versteht. Seit lange ist es bekannt, dass im Bienenstock 10,000 bis 20,000 Arbeiterinnen, aber nur ein ächtes Weibchen, die sog. Königin sich befindet, der Sinn aber dieser auffälligen Einrichtung darf wohl darin gesehen werden, dass dadurch die Anpassung der Arbeiterinnen durch Naturzüchtung viel leichter möglich wurde, denn sie waren ja nun sämmtlich die Kinder eines einzigen Elternpaars! Nicht die einzelnen Arbeiterinnen, sondern die ganzen Stöcke, d. h. die ganze Nachkommenschaft der Königin wurde selektirt nach der grösseren oder geringeren Zweckmässigkeit der Arbeiterinnen. Eigentlich also wurde die eine Königin selektirt in Bezug auf ihre Fähigkeit, bessere oder schlechtere Arbeiterinnen hervorzubringen. Ein Stock, dessen Königin nach dieser Richtung hin ungenügend war, konnte sich nicht erhalten im Kampf ums Dasein, und nur die besten Stöcke und die besten Königinnen überlebten, d. h. in ihren Nachkommen. Enthielte der Stock statt einer einzigen Königin deren Hundert, so wäre der Prozess der Auswahl ein bei Weitem verwickelterer und unklarerer, und es ist sehr wohl denkbar, dass dann die

Schaffung besonders umgebildeter und ihren Leistungen angepasster Arbeiterinnen, oder gar von zwei oder drei verschiedenen Arbeiterinnen überhaupt nicht möglich gewesen wäre. Denn nun hätte es Wenig geholfen, wenn eines der hundert Weibchen besser gebaute Arbeiterinnen geliefert hätte; erst eine Majorität solcher Weibchen hätte dem Stock ein Übergewicht gegenüber anderen Stöcken gegeben.

Bei den Ameisen ist es nicht sicher festgestellt, ob immer nur ein Weibchen die Gründerin eines ganzen Staates ist, dass es aber jedenfalls immer nur ganz wenige sind, ist sicher; bei den tropischen Termiten wissen wir, dass die Eierstöcke der Weibchen einen so kolossalen Umfang erreichen, dass ein Weibchen jedenfalls für den Bedarf des grössten Termitenstaates ausreicht. Für die südeuropäi-Termiten hat freilich GRASSI nachgewiesen, dass nicht nur mehrere Weibchen vorhanden sind, sondern dass auch Arbeiterinnen häufig Brut hervorbringen; doch sind die Termiten im Allgemeinen Bewohner der warmen Länder, und die wenigen europäischen Arten stellen uns wohl kaum die ursprüngliche Zusammensetzung dieser Thierstaaten vor Augen. Von den noch nicht hinreichend studirten tropischen Arten aber kennen wir wenigstens den kolossalen Leibesumfang und die dementsprechende Fruchtbarkeit der Königinnen, und dürfen daraus schliessen, dass ihrer jedenfalls nur wenige in einem Stocke vorhanden sein werden.

Nachdem wir nun alle diese Thatsachen einer Besprechung unterzogen haben, wird es nicht überflüssig sein, die Ergebnisse daraus kurz zusammenzufassen, soweit sie sich auf die Annahme oder Verwerfung einer Vererbung erworbener Eigenschaften beziehen.

Ein direkter Beweis für eine solche Vererbung war nicht beizubringen, es hat sich im Gegentheil herausgestellt, dass Alles, was man für einen solchen ausgegeben hat, nicht stichhaltig ist; eine Vererbung von Verletzungen und Verstümmelungen existirt nicht, und die Vererbung traumatisch gesetzter Epilepsie ist nicht nur in ihren Ursachen ganz zweifelhaft, sondern kann überhaupt nicht als Vererbung einer bestimmten morphologischen Läsion aufgefasst werden.

Als indirekte Beweise würden solche Thatsachen anzusehen sein, welche nur unter der Voraussetzung dieser Vererbungsform Erklärung finden könnten, und als solche hat man von gegnerischer Seite vor Allem die Übereinstimmung der durch Übung im Einzelleben erworbenen, durch Histonalselektion entstandenen Abänderungen mit den phyletischen Umwandlungen derselben Theile angeführt. Es hat sich

indessen gezeigt, dass eine Menge von Theilen, die gar nicht aktiv, sondern nur passiv funktioniren, die also auch durch Übung nicht verändert werden können, wie die harten Skeletttheile der Gliederthiere, genau in derselben, sicheren und geradegerichteten Bahn phyletisch abändern, wie jene, dass wir also keinen Grund haben, bei jenen, den aktiv thätigen noch andere Umwandlungskräfte anzunehmen, als sie bei diesen, den rein passiv funktionirenden wirksam sind. Schliesslich besprachen wir noch das letzte und stärkste Argument, welches für das Eingreifen des LAMARCK'schen Prinzips vorgebracht worden ist, das der Coadaptation, d. h. der gleichzeitigen Anpassung vieler zu gemeinsamer Aktion zusammenwirkender Theile, konnten aber auch dieses vollständig zurückweisen, indem wir zeigten, dass genau die gleichen Erscheinungen der Coadaptation auch bei Systemen von passiv funktionirenden Theilen vorkommen, und weiter, dass sie vorkommen bei den Arbeiterinnen der Ameisen und Bienen, d. h. bei Thieren, die sich nicht fortpflanzen, die also auch die Übungsresultate ihres Lebens nicht vererben können.

Also nicht blos aus dem Grund verwerfen wir, und müssen wir das LAMARCK'sche Prinzip verwerfen, weil es sich nicht als richtig erweisen lässt, sondern zugleich deshalb, weil die Erscheinungen, welche es erklären soll, auch unter Verhältnissen auftreten, welche eine Mitwirkung dieses Prinzips geradezu ausschliessen.

Zusatz zur Vererbung funktioneller Abänderungen.

Ich möchte diesen Abschnitt nicht schliessen, ohne auf die Auslassungen einiger Forscher einzugehen, welche noch in jüngster Zeit versucht haben, eine Vererbung funktioneller Abänderungen als denkbar hinzustellen, ja als eine nothwendige Annahme.

Ich nenne zuerst LUDWIG ZEHNDER, den auf biologischem Gebiet wohl bewanderten Physiker, der an der Hand gerade der Thatsachen, welche ich als Beweise gegen das Bestehen einer solchen Vererbung vorgebracht habe, zu zeigen sucht, in welcher Weise man sich das Zustandekommen derselben vorstellen könne[1].

So legt er sich den Fall der Ameisen, d. h. die Differenzirung ihrer fortpflanzungsunfähigen Arbeiterinnen in mehrere Sorten in folgender interessanter Weise zurecht.

Die Arbeiterinnen haben die Aufgabe, die für alle Individuen des Ameisenstaats nothwendige Nahrung herbeizuschaffen und zwar der

[1] ZEHNDER »Die Entstehung des Lebens«, Freiburg i. Br. 1899.

Menge und der Qualität nach dem Bedürfniss entsprechend; anderenfalls würde der Staat zu Grunde gehen. Nun bedürfen aber die verschiedenen Personen des Staates verschiedener Nahrung, je nach ihrer Beschaffenheit und ihren Leistungen. Soldaten z. B. sind kräftiger als gewöhnliche Arbeiterinnen, geeignet zum Kampf, bedürfen also(!) eine andere Sorte von Nahrung, als die schwächeren, für andere Leistungen geeigneten Arbeiterinnen. Als sie sich aus diesen durch Selektion entwickelten, musste somit die — sagen wir der Kürze halber — Soldatennahrung im gemeinsamen Nahrungsspeicher der Ameisen stärker in Anspruch genommen werden, als vorher, also rascher aus demselben verschwinden, und sobald dies eintrat, fühlten sich diejenigen Arbeiterinnen, welche schon vorher diese Sorte von Nahrung herbeigeschafft hatten, veranlasst, mehr und mehr von derselben herbeizuschaffen, um dem Bedürfniss zu genügen. Dazu mussten sie selbst aber sich stärker anstrengen, bedurften also auch selbst mehr Nahrung, aber natürlich nicht Soldatennahrung, sondern diejenige Sorte von Nahrung, die ihre Eigenschaften hervorgerufen hatte. Möglicherweise geschah diese zweite Eintragung von Nahrung durch eine zweite Art von Arbeiterinnen, denn nach ZEHNDER trägt nicht jede Arbeiterin alle Sorten von Nahrung ein, sondern dieselben sind in Legionen getheilt, von denen jede ihre besondere Ernährungs-Aufgabe zu erfüllen hat.

Schliesslich muss der Speicher des Ameisen-Staates einen Vorrath enthalten, dessen einzelne Nahrungssorten genau prozentualisch dem Nahrungsbedürfniss der verschiedenen Personenarten des Staates entsprechen. Er muss sich wieder in seiner Zusammensetzung ändern, sobald im Laufe der Zeit von einer oder der anderen Personen-Art neue Eigenschaften erworben werden, denn diese setzen ja wieder eine neue Ernährungsweise voraus.

Wie nun aber werden die neu erworbenen Eigenschaften vererbt, da doch die Soldaten und Arbeiterinnen sich nicht fortpflanzen? ZEHNDER antwortet darauf mit dem Hinweis, dass die Geschlechtsthiere alle Nahrung geniessen, welche sie im Speicher angehäuft finden, das heisst also: alle die verschiedenen Nahrungssorten genau in dem Verhältniss, in dem sie dorthin zusammengetragen wurden, d. h. in dem Verhältniss, in welchem die verschiedenen Personen im Staat vertreten sind. Es gelangen also diejenigen Nahrungssorten, welche in den geschlechtslosen Thieren die neu erworbenen Eigenschaften hervortreten liessen, auch in die Geschlechtsthiere und in ihre Geschlechtszellen, und dort bilden sie diejenigen Sub-

stanzen aus, welche die betreffenden Eigenschaften in den Nachkommen hervorrufen, also z. B. die der Soldaten, oder die der noch weiter veränderten Arbeiterinnen u. s. w., und so ergibt sich also die verlangte »Vererbung erworbener Eigenschaften«.

Das ist nun gewiss fein und geistreich ausgedacht, und es liest sich im Original noch besser und glatter, als in meiner kurz zusammengefassten Wiedergabe, aber schwerlich wird man darin eine Widerlegung meiner Ansicht erblicken dürfen, dazu werden doch allzu gewagte Voraussetzungen gemacht. Wir wissen Nichts davon, dass bestimmte Form-Abänderungen von bestimmten Nahrungssubstanzen bedingt und hervorgerufen werden können, wohl aber ist das Gegentheil davon erwiesen, dass nämlich die zwei oder drei Formen polymorpher Arten genau dieselbe Nahrung geniessen — ich erinnere nur an die sechs Weibchenformen von Papilio Merope, von denen wenigstens doch drei aus demselben Satz Eier und bei Fütterung mit derselben Pflanze erhalten wurden.

Allerdings gibt es Ameisen, welche Nahrungsvorräthe anlegen, aber dann bestehen dieselben meist aus einer Art von Sämereien oder von Honig, nicht aus verschiedenen, und es ist Nichts davon bekannt, dass die verschiedenen Personen des Nestes verschiedene Nahrung genössen, ja nicht einmal, dass die unbehülflichen Larven in verschiedener Weise gefüttert würden. Die Fütterung geht eben von Mund zu Mund, und ist deshalb unkontrollirbar, und man kann höchstens aus der Analogie mit den Bienen vermuthen, dass die Larven der Weibchen und Männchen nicht nur häufig reichlichere, sondern auch qualitativ etwas andere Nahrung erhalten. Sie werden eben aus dem Kropf gefüttert, falls nicht die Nahrung im Mark eines Baumes besteht, in welches eingebettet die Larven liegen, wie uns dies Dahl von tropischen Ameisen des Bismarck-Archipel berichtet.

Aber nehmen wir selbst an, es sei so, die Soldaten genössen andere Nahrung als die gewöhnlichen Arbeiterinnen, und wieder andere als die Geschlechtsthiere, sind sie damit auch durch die Qualität der Nahrung zu dem geworden, was sie sind? Sind unsere Tauben- oder Hühnerrassen durch verschiedene Nahrung hervorgerufen, oder wissen wir auf irgend einem Gebiet des Lebens Etwas von einem derartigen Parallelismus von Nahrung und Körperbau, wie ihn Zehnder voraussetzt? Und wenn nun wirklich — sagen wir die Taubenrassen durch spezifische Ernährung entstanden wären, und wir gäben einem Tauben-Paar die spezifischen Nahrungsstoffe von drei verschiedenen Rassen gemischt zu fressen, würden dann ihre Nach-

kommen in Gestalt der drei Rassen auftreten? oder vielleicht gar in derselben Proportion, in der wir die Nahrung der drei Rassen gemischt hatten? Ich meine, die ZEHNDER'schen Annahmen weichen so weit von dem ab, was wir sonst in der Biologie als sicher betrachten, dass sie kaum einer Widerlegung bedürfen, und doch benutzt er sie keineswegs nur zur Erklärung des Falls von den Ameisen, sondern seine ganze Theorie der Vererbung erworbener Eigenschaften ruht darauf.

Er lässt die Resultate der Übung (stärkeren Funktionirung) ganz allgemein dadurch sich vererben, dass die Zunahme des stärker arbeitenden Organs die Blutmischung ändert, indem sie ihm die spezifischen Stoffe in stärkerem Masse entzieht, welche eben das betreffende Organ, z. B. ein Muskel zu seiner Thätigkeit verbraucht. Dadurch werden aber alle Theile des Thiers mitgetroffen und verändert, hauptsächlich diejenigen jener kleinsten Lebenseinheiten oder »Fistellen« (entsprechend meinen Biophoren), welche der Verdauung vorstehen, und von welchen es verschiedene Sorten gibt. Von diesen arbeiten nun diejenigen am stärksten, welche jene spezifischen Stoffe produziren, die zur Ernährung des stärker funktionirenden Muskels dienen und jetzt in grösserer Menge nothwendig sind. Diese Sorte von verdauenden Fistellen vermehrt sich deshalb, während andere verdauende Fistellen deren Nahrungssäfte nicht gebraucht und weggeleitet werden, auch in ihrer Arbeit nachlassen, an Zahl abnehmen und mit der Zeit schwinden. In dieser Weise ändert sich die Blutmischung, und mit ihr zugleich mehr oder weniger alle Eigenschaften des ganzen Organismus. Natürlich stehen auch die Fortpflanzungszellen unter dem Einfluss dieser Änderung der Blutmischung, indem sich in ihnen die verschiedenen spezifischen Nährstoffe in verändertem, der neuen Blutmischung entsprechendem Verhältniss anhäufen, die Nährstoffe für jene stärker funktionirenden Muskeln werden in grösserer Menge in ihnen enthalten sein, und »somit« wird auch die stärkere Entwicklung derselben in den Nachkommen sich wiederholen, d. h. die erworbene Eigenschaft wird vererbt werden.

Man sieht, es ist genau dasselbe Rechenexempel wie bei der Entstehung der Ameisen-Arbeiter und -Soldaten. Die verschiedenen Sorten von »verdauenden Fistellen« entsprechen den verschiedenen Nahrung-eintragenden Arbeitern, und das Blut dem angenommenen Nahrungsspeicher der Ameisen, aus welchem sich Soldaten und Arbeiterinnen herausholen, was gerade für sie passt, während die Geschlechtszellen, wie dort die Geschlechtsthiere Alles herausholen, was darin ist, und zwar genau in dem Verhältniss, in dem es dort

enthalten ist, damit das betreffende stärker funktionirende Organ nun auch im Nachkommen stärker ausfallen muss.

Wie nun freilich das Wenige von Nahrungsstoffen, das im Ei und gar in der Samenzelle enthalten sein kann, es bewirken soll, dass jene Muskeln stärker ausfallen im Nachkommen, das wird nicht gesagt, und doch müssten solche Minima von Nahrung rasch verbraucht werden und könnten sich unmöglich aus sich selbst vermehren. Man sollte also meinen, dass jene Muskeln nicht einmal stärker angelegt werden, geschweige denn, dass sie auf die Dauer stärker bleiben könnten, falls sie nicht in dem Nachkommen, auch wieder stärker geübt würden. Ja, wenn die spezifischen Nahrungsstoffe »Fistellen« wären, d. h. lebende Einheiten, die sich vermehren! aber von einer Produktion von solchen durch die Verdauung kann natürlich nicht die Rede sein; diese kann nur Stoffe hervorbringen. Oder wenn die Änderung der Blutmischung gerade solche Veränderungen im Determinantensystem des Keimplasmas hervorrufen müsste, dass daraus eine Kräftigung des Muskelsystems hervorgehen müsste; aber, wie das geschehen könnte, das wäre eben gerade zu zeigen, in dieser Frage steckt das ganze Problem! Sind es doch keine Muskeln, welche im Keimplasma liegen als Miniaturbilder des späteren Muskelsystems, und wenn es selbst so wäre, wie käme es, dass nicht alle Muskeln erblich abnehmen, wenn eine bestimmte Gruppe, z. B. beim Menschen die Ohrmuskeln verkümmern, sondern eben nur die nicht mehr gebrauchten? ZEHNDER antwortet darauf mit der Vermuthung, dass die Muskeln wohl nicht alle chemisch gleich seien, sondern jeder eine besondere, wenn auch sehr ähnliche chemische Formel besässe, daher auch ihre Nährstoffe um ein Minimum voneinander verschieden sein müssten. Dann hätten wir also beim Menschen für die Vererbung funktioneller Abänderung soviele besondere Nährstoffe im Ei und der Samenzelle nöthig, als verschiedene Muskeln da sind, und daneben noch ungezählte Schaaren anderer spezifischer Nährstoffe für alle möglichen anderen Theile des Körpers! denn alle können sie durch Übung gekräftigt, durch Nichtgebrauch geschwächt werden. Und wenn wir auch die Millionen von spezifischen Nährstoffen in die Keimzellen hineinlegen wollten, welche die ZEHNDER'sche Theorie verlangt, so leisten sie doch nicht, was ihnen ZEHNDER zumuthet, denn sie können — wie schon gesagt — nicht nach Art lebender Wesen sich vermehren und so den werdenden Organismus bestimmen. Die verschiedenen spezifischen Nahrungsstoffe des Blutes sind ebenso unvermögend, die ihnen von ZEHNDER gestellte Aufgabe zu erfüllen,

als die spezifischen Nahrungssorten im hypothetischen Ameisenspeicher im Stande sind, die verschiedenen Personen des Ameisenstaates ins Leben zu rufen.

Zehnder versucht auch, meinen, durch das Skelett der Gliederthiere geführten Beweis gegen das Lamarck'sche Prinzip zu entkräften.

Es ist ihm nicht wahrscheinlich, dass die Chitinpanzer abgestorbene, völlig todte Gebilde seien, er vermuthet vielmehr, dass feinste nervöse Fibrillen in alle ihre kleinsten Theilchen eindringen, die nun also durch »jeden Druck, jeden Stoss«, den der Chitinpanzer erfährt, gereizt werden. Sie »arbeiten«, wenn sie gereizt werden, und verbrauchen dabei »ihre spezifischen Nahrungsstoffe«. An Stellen, die häufig gereizt werden, entwickeln sich die entsprechenden Nerven stärker, als an anderen Stellen. Nun nehmen die für diese Nerven nöthigen Nahrungsstoffe im Körperinnern verhältnissmässig zu, auch in den Fortpflanzungszellen. Demnach entwickelt sich in den letzteren diejenige nervöse Substanz stärker, welche im Nachkommen zur betreffenden Chitinpanzerstelle hinführen, welche bei seiner Entwicklung die Abscheidung des Chitins an der betreffenden Stelle einleiten wird. Gerade an dieser Stelle wird daher besonders stark Chitin abgelagert.

Hier ist es also klar gesagt, dass jede Hautstelle eine besondere Art von Nahrungsstoffen voraussetzt, welche gerade die Nerven benöthigen, welche dorthin laufen! Also so viele verschiedene nervöse Nährsubstanzen, als Hautnerven, spezifische chemische Verbindungen für jeden erblich veränderbaren Theil des Körpers! Das ist denn doch wohl so ausserordentlich unwahrscheinlich, dass ich nichts weiter darüber zu sagen brauche. Wenn man derartige Hypothesen braucht, um das Lamarck'sche Prinzip zu zu halten, dann ist es wohl verurtheilt.

Sehen wir aber einmal ganz von der positiven Seite der Zehnder-schen Erklärung ab, nehmen wir an, die Hautnerven würden wirklich durch die Chitindecke hindurch entsprechend dem Druck und Stoss, dem eine Hautstelle ausgesetzt ist, gereizt, und veranlassten dementsprechend stärkere Chitinsekretion, die sich dann nach dem Lamarck'schen Prinzip vererben könnte, — stimmte das mit der Ausbildung des Hautskeletts, wie wir es thatsächlich bei Insekten und Krebsen vorfinden? Keineswegs! Stellt man sich denn vor, dass auf dem Brustpanzer eines Krebses, auf den enorm harten Flügeldecken eines Wasserkäfers fortwährend herumgeklopft, gedrückt und gestossen

werde? Gerade das Gegentheil ist der Fall. Jeder Angreifer hütet sich, das Thier da zu packen, wo es so gut geschützt ist, und sucht sich die Stellen für seinen Angriff aus, wo es verletzbar ist. Man wird vielleicht antworten: Ja jetzt ist es so, aber als die Stammeltern sich bildeten, da waren diese Theile noch schlecht geschützt! Dass sie aber auch damals nicht durch häufiges Anbeissen oder sonstiges Verletzen hart geworden sind, sollte man eigentlich schon daraus erkennen können, dass die ganzen Flügeldecken, oder der ganze Brustpanzer gleichförmig mit dicker Chitinhaut bedeckt sind, während doch jede Verletzung nur einzelne Stellen reizen könnte; man sollte sich auch sagen, dass, wenn heute diese bestgeschützten Hautstellen

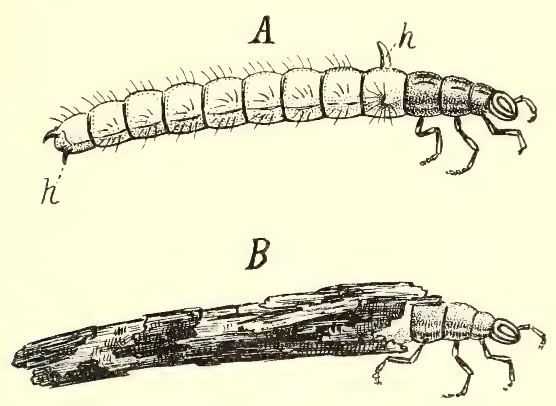


Fig. 107. Larve einer Köcherfliege (Phryganide) nach RÖSEL. *A* Aus ihrem Gehäuse genommen, so dass die Haken (*h*) zum Anklammern an dasselbe sichtbar werden und der weissliche, nur von dünner Haut bedeckte Hinterleib. *B* Dieselbe Larve mit ihrem Köcher umherlaufend.

eben deshalb nicht mehr gepackt und gereizt werden, sie längst wieder dünn geworden sein müssten, nach dem Prinzip der Verkümmerung nicht gebrauchter, d. h. in diesem Falle nicht gereizter Theile, aber es ist nicht nöthig, dass wir uns mit solchen Ausflüchten aufhalten, da es eine Thatsache gibt, die der ZEHNDER'schen Voraussetzung geradezu widerspricht. Ich meine die Verkümmerung des Chitinskeletts bei solchen Krebsen und Insekten, welche ihren Hinterleib durch ein Gehäuse schützen, also Einsiedlerkrebse, Phryganiden (Fig. 107) und die Sackträger (Psychiden) unter den Schmetterlingsraupen. Die Einsiedlerkrebse pressen ihren Hinterleib bekanntlich in ein meist spiralig gewundenes Schneckenhaus, und zwar wählen sie sich stets Gehäuse, die weit genug sind, damit sie

im Nothfall den ganzen Körper bis auf die harten Scheeren darin verbergen können. Wird nun hier nicht ein fortwährender Druck auf den Hinterleib ausgeübt, der bei jedem Zurückflüchten des ganzen Thiers in seine Schale nothwendig den weichen Hinterleib aufs Äusserste zusammenpressen muss? In der That hat ein anderer meiner Gegner das Schwinden des derben Hautskeletts am Hinterleib dieser Thiere eben als eine vererbte Wirkung dieses Druckes aufgefasst, noch ein Anderer aber als die vererbte Wirkung der Verkümmerung der Muskeln in diesem Körpertheil. Nach Zehnder müsste aber dieser fortwährende Druck und das häufige Hin- und Herreiben des Hinterleibs an der Innenfläche der Schneckenschale unzweifelhaft reizend auf die Hautnerven wirken, — also eine Verdickung des Chitinpanzers bewirken. In Bezug auf die Phryganiden und Psychiden dürfte das ebenfalls, wenn auch wohl nicht in demselben Masse der Fall sein, denn obschon dieselben ihr Gehäuse selbst verfertigen, also zunächst wenigstens weit machen werden, so wird doch auch bei ihnen Druck und Reibung mit dem Wachsthum des Thieres zunehmen.

Bezieht man die Normirung der Stärke des Hautskeletts auf Selektion, dann sehen wir sofort ein, warum Panzer und Flügeldecken in ganzer Ausdehnung gleich dick wurden, warum sie nicht schwinden, obwohl sie aktiv nicht gebraucht, und am wenigsten von allen Theilen des Skelettes gereizt werden, dann verstehen wir auch, warum der Hinterleib der Einsiedlerkrebse, Phryganiden und Psychiden weich geworden ist, mag er nun mehr oder weniger dem Druck und der Reibung ausgesetzt sein. Er braucht nicht mehr hart zu sein, weil er durch das Gehäuse geschützt ist, und bei den Paguriden darf er es wohl auch nicht sein, weil er sich sonst nicht gut in die hartwandige und enge Schneckenschale tief hineinschieben liesse; hier hat also positive Selektion mitgewirkt. Dabei habe ich noch nicht in Betracht gezogen, dass die Chitindecke sicherlich nichts Lebendes ist, freilich auch nichts Todtes, Abgestorbenes, sondern ein Sekret der Hautzellen, dass somit auch keine Nervenenden in ihr angenommen werden dürfen und können. Zum Überfluss mag gesagt sein, dass schon die Thatsache der Häutung eine solche Annahme unstatthaft macht, da ja sonst das ganze angenommene feine Nervennetz bei jeder Häutung mit entfernt und von seinen zuführenden Nerven abgerissen werden müsste. Etwas Ähnliches kommt aber meines Wissens im ganzen Thierreich nirgends vor.

Nun könnte man ja der Zehnder'schen Hypothese zulieb annehmen, dass wenn auch im Chitin selbst keine Nerven mehr liegen,

doch Reizungen des Chitinpanzers durch diesen hindurch sich auf darunter liegende feinste Nervenenden fortpflanzten, dann aber müsste dies an dünnen Stellen des Skeletts stärker erfolgen, als an dicken! Aber auch diese Vorstellung ist irrig, wie daraus hervorgeht, dass die Tastorgane der Gliederthiere stets die Chitindecke durchbrechen und in Form von Haaren über dieselbe hervorragen.

Von den vielen sonstigen Gegnern meiner Ansichten in Bezug auf die Vererbung funktioneller Abänderungen sei noch OSCAR HERTWIG eingehender besprochen.

Er sucht zunächst nach direkten Beweisen für eine Vererbung erworbener Eigenschaften und glaubt sie in der erblichen Übertragung der erworbenen Immunität gegen gewisse Krankheiten zu finden. Er erinnert an die bekannten EHRLICH'schen Versuche mit Ricin und Abrin bei Mäusen.

Diese beiden Gifte bewirken schon in kleinen Dosen bei Mäusen den Tod; in noch viel kleineren Dosen aber werden sie ertragen, und bei länger fortgesetztem Gebrauch solcher kleinster Dosen, die allmälig gesteigert werden, erwerben die Thiere eine grosse Unempfindlichkeit gegen diese Gifte, sie werden »ricin- und abrinfest«.

Diese Immunität nun überträgt sich von der Mutter auf die Jungen, wenn auch nur auf kurze Zeit, auf 6—8 Wochen nach der Geburt, und dies wird von HERTWIG als ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften aufgefasst, als eine erworbene Veränderung der Zellen des Körpers, denn er erklärt sich die Immunität durch die Annahme, dass sämmtliche Zellen des Körpers durch die Einwirkung des Giftes bestimmte Veränderungen erleiden, also gewissermassen ihre Natur ändern, und dass auch die Eizelle diese Veränderung mitmacht und dann auf das junge Thier überträgt. Das liesse sich ja immerhin unter den Begriff einer funktionellen Abänderung bringen, und somit läge hier die Vererbung einer solchen vor.

Dem steht aber die Thatsache entgegen, dass die erworbene Ricinfestigkeit sich vom Vater her nicht auf Nachkommen überträgt. HERTWIG sucht dies dadurch zu erklären, dass das Gift bei der kurzen Dauer der Versuche nur auf den Zellkörper nicht auf den Kern d. h. die Vererbungssubstanz der Samenzellen eingewirkt habe, eine Annahme, die bei den innigen nutritiven Beziehungen zwischen Kern und Zellkörper wohl wenig wahrscheinlich ist. Viel eher möchte ich gerade aus dem verschiedenen Verhalten in der Übertragungsfähigkeit von Samen- und Eizelle schliessen, dass diese »Vererbung« der Immunität nicht, wie HERTWIG meint, auf einer

Abänderung der Zellen selbst zu Ricinfestigkeit, sondern wie EHRLICH und die Bakteriologen glauben, auf der Erzeugung von sog. »Antikörpern« beruht, und dass es nicht die Eizelle selbst ist, welche den Antikörper in den Embryo überträgt, sondern der Blutaustausch zwischen Mutter und Frucht, der doch während der ganzen Embryonalzeit andauert. Dann ergibt es sich von selbst, warum vom Vater her keine Übertragung der Immunität stattfindet.

Es würde mich aber ins Endlose führen, wollte ich alle die Versuche, einzelne Fälle im Sinn einer Vererbung erworbener Eigenschaften zu deuten, widerlegen. Dagegen möchte ich Ihnen noch Einiges über die theoretische Möglichkeit einer solchen Annahme sagen.

Wenn man sich fragt, wie denn überhaupt die Erlebnisse und ihre Folgen, die Neuerwerbungen des »Personaltheils auf den Germinaltheil« etwa vorgestellt werden könnten, so wird man bald finden, dass dies auf beinahe oder wirklich unüberwindliche Schwierigkeiten stösst. Wie könnte es geschehen, dass die ein Leben hindurch getriebene Übung des Gedächtnisses, wie sie etwa bei einem Schauspieler stattfindet, die Keimzellen desselben derart beeinflusst, dass sie in seinen Nachkommen dieselben dem Gedächtniss vorstehenden Gehirnzellen ebenfalls wieder stärker entwickeln, d. h. leistungsfähiger gestalten müssen? ZEHNDER's Antwort auf eine solche Frage kennen wir schon, er würde das Blut zum Vermittler zwischen Gehirnzellen und Keimzellen machen, aber wir haben gesehen, dass spezifische Nährstoffe für jede spezifische Zellengruppe des Körpers weder angenommen werden, noch auch das Verlangte leisten können, und auf eine solche Annahme würde Jeder angewiesen sein, der das Keimplasma nicht aus Determinanten zusammengesetzt sein lässt. Fussen wir aber auf der Determinantenlehre, so würde zur Vererbung erworbener Gedächtnissstärke erforderlich sein, dass die Zustände jener Gehirnzellen auf dem telegraphischen Weg der Nerven den Keimzellen übermittelt würden, und dort lediglich die Determinanten der Gehirnzellen veränderten, und zwar in solcher Weise, dass dadurch später bei der Entwicklung eines Embryos aus der Keimzelle die entsprechenden Gehirnzellen höher leistungsfähig ausfielen. Da nun die Determinanten aber nicht etwa selbst schon Miniatur-Gehirnzellen sind, sondern nur Biophorengruppen von unbekannter Constitution, sicherlich sehr verschieden von jenen Zellen, da sie überhaupt keine »Samenkörner« von Gehirnzellen sind, sondern nur jene lebenden Keimes-Einheiten, welche im Zusammenwirken mit den übrigen den ausschlaggebenden

Einfluss auf die Ausbildung der Gedächtnisszellen des Gehirns haben, so kann ich die Annahme einer Vererbung der Gedächtniss-Übung nur dem Telegraphiren etwa eines Gedichtes vergleichen, das auf der Abgangsstelle deutsch aufgegeben wird, und auf der Ankunftsstelle in chinesischer Übersetzung auf dem Papier erscheint.

Trotzdem bestreite ich nicht, wie früher schon erwähnt wurde, dass Diejenigen, welche mit O. Hertwig sagen, dass aus der Unmöglichkeit, sich eine Vorstellung von den mechanischen Geschehen der angenommenen Vererbung zu machen, nicht ohne Weiteres auch auf ihre Nichtexistenz geschlossen werden dürfe. Allerdings aber kann ich Hertwig nicht zugeben, dass der Fall hier ganz so läge, wie bei dem »umgekehrten Prozess«, d. h. »bei der Entfaltung der in der Erbmasse der Zelle gegebenen unsichtbaren Anlagen zu den sichtbaren Eigenschaften des Personaltheils«. Sicherlich kann Niemand im Genaueren angeben, wie es der Keim anfängt, dass sich aus ihm ein Auge oder ein Hirn mit seinen millionenfach verschlungenen Nervenbahnen herausbildet, aber wenn auch nicht im Einzelnen, so lässt sich doch der Vorgang im Prinzip wohl verstehen, und gerade daran fehlt es bei der Übertragung funktioneller Abänderungen auf den Keim. Ausserdem aber liegt noch der gewaltige Unterschied vor, dass wir in dem einen Fall sicher wissen, dass der Vorgang wirklich Statt hat, wenn wir auch seinen mechanischen Verlauf im Einzelnen nicht verstehen, im andern aber eben gerade nicht beweisen können, dass der supponirte Vorgang auch wirklich ist. Daraus, dass wir einen nur hypothetischen Vorgang, nicht einmal vorstellen können, sollten wir, so scheint mir, nicht die Berechtigung herleiten, ihn als wirklich anzunehmen, auch wenn wir manche andere Vorgänge in der Natur kennen, die wir ebenfalls nicht verstehen.

Hertwig will das wohl auch schwerlich thun, er bemüht sich vielmehr, die mechanische Möglichkeit des von ihm postulirten Vererbungsvorgangs darzuthun, gestützt auf die Ausführungen Hering's, die dieser in seiner berühmten Schrift »Über das Gedächtniss als eine allgemeine Funktion der organisirten Materie« seiner Zeit (1870) gegeben hat. Da diese wohl das Beste ist, was zu Gunsten einer Vererbung funktioneller Abänderungen gesagt werden kann, überdies auch nicht zu bestreitende Wahrheiten enthält, so sei auch auf sie noch eingegangen.

Sicher mit Recht betrachtet Hering »die Phänomene des Bewusstseins als Funktionen der materiellen Veränderungen der organischen

Substanz und umgekehrt«, d. h. er stellt sich vor, dass jede Empfindung, jede Vorstellung, jeder Willensakt aus materiellen Veränderungen der betreffenden Nervensubstanzen hervorgeht. Nun wissen wir aber, dass »ganze Gruppen von Eindrücken, welche unser Gehirn durch die Sinnesorgane empfangen hat, in ihm gleichsam ruhend und unter der Schwelle des Bewusstseins aufbewahrt werden, um bei Gelegenheit, nach Raum und Zeit richtig geordnet, mit solcher Lebendigkeit reproducirt zu werden, dass sie uns die Wirklichkeit Dessen vortäuschen könnten, was schon längst nicht mehr gegenwärtig ist«. Es muss also eine »materielle Spur« in der Nervensubstanz zurückbleiben, »eine Veränderung des molekülaren oder atomistischen Gefüges«, welche es bedingt, dass sie »den Klang, den sie gestern gab, auch heute wieder ertönen lässt, wenn sie nur richtig angeschlagen wird«.

Ein ähnliches Vermögen des Gedächtnisses und der Reproduktion möchte nun Hering auch der Keimsubstanz zuerkennen; er glaubt sich zu der Annahme berechtigt, dass auch erworbene Eigenschaften vererbt werden können, obgleich er zugibt, dass es »zunächst in hohem Grade räthselhaft erscheint«, wieso Eigenschaften, die an den verschiedensten Organen des Mutterwesens zur Entwicklung kamen«, auf den Keim einen Einfluss nehmen können. Um dies annehmbar erscheinen zu lassen, deutet er zunächst auf den Zusammenhang aller Organe untereinander durch das Nervensystem hin; dadurch sei es möglich, dass »die Schicksale des einen wiederhallen in den anderen, und von der irgendwo stattfindenden Erregung eine wenn auch noch so dumpfe Kunde bis zu den entferntesten Theilen dringt«. Zu dem durch das Nervensystem vermittelten, leicht beschwingten Verkehr aller Theile untereinander geselle sich dann noch der schwerfälligere, welcher durch den Kreislauf der Säfte hergestellt werde. Nach Hering's Ansicht erlebt also der Keim gewissermassen die Schicksale der übrigen Organe und Theile des Organismus in sich mit, und sie prägen sich seiner Substanz mehr oder weniger ein, wie Sinneseindrücke oder Vorstellungen der Nervensubstanz des Gehirns, und reproduciren dieselben bei Gelegenheit der Keimes-Entwicklung, wie das Gehirn Erinnerungsbilder wieder zum Bewusstsein bringt. Er sagt: »Wenn dem Mutterorganismus durch lange Gewöhnung oder tausendfache Übung etwas so zur anderen Natur geworden ist, dass auch die in ihm ruhende Keimzelle davon in einer wenn auch noch so abgeschwächten Weise durchdrungen wird — und letztere beginnt ein neues Dasein, dehnt sich aus und erweitert sich zu einem neuen Wesen, dessen einzelne Theile doch immer nur sie selbst sind und

Fleisch von ihrem Fleische, und sie reproduzirt dann das, was sie schon einmal als Theil eines grossen Ganzen mit erlebte — so ist das zwar ebenso wunderbar, als wenn den Greis plötzlich die Erinnerung an die früheste Kindheit überkommt, aber es ist nicht wunderbarer als dieses«.

Ich glaube doch! und zwar deshalb, weil im Gehirn nachweislich Tausende und Abertausende von Nervenelementen enthalten sind, deren Thätigkeit eine bestimmte und beschränkte ist, weil jeder bestimmte Gesichtseindruck z. B. nur bestimmte Nervenelemente in Thätigkeit setzt, also nur in ihnen Erinnerungsbilder hinterlassen kann. Die Zusammensetzung des Keimplasmas ist nun freilich nach meiner Vorstellung mindestens ebenso verwickelt, als die des Gehirns, und besteht nicht aus gleichen Elementen, sondern aus unzähligen verschiedenartigen, die sich nicht auf beliebige, sondern auf bestimmte Theile des fertigen Organismus beziehen, aber ist es gestattet, unsichtbare Nervenleitungen nicht etwa nur zu jeder Keimzelle, sondern auch solche im Innern des Keimplasmas zu jeder Determinante anzunehmen, ähnlich den Nervenbahnen, welche vom Auge zu den Nervenzellen der Sehsphäre des Gehirns führen? Und wenn nicht, wie sollen wir uns vorstellen, dass die Veränderungen eines Organs, z. B. der Ohrmuskeln des Menschen sich gerade den Determinanten dieser Muskeln im Keimplasma mittheilen? Man hat mir oft vorgeworfen, dass meine Vorstellung von der Zusammensetzung des Keimplasmas viel zu komplizirt sei — aber das scheint mir doch noch weit darüber hinaus zu gehen.

Die gewiss nicht blos geistvollen, sondern auch anregenden Gedanken HERING's dürften wohl mit Recht als die erste Andeutung eines Verständnisses für die angenommene Vererbung funktioneller Abänderungen angenommen werden, wenn es sich nachweisen liesse, dass eine solche Vererbung Thatsache ist; das ist aber, wie wir sahen, nicht der Fall. Sie dürfte vielleicht auch dann angenommen werden, wenn es sich herausstellte, dass gewisse Gruppen von Erscheinungen keine andere Möglichkeit einer Erklärung offen lassen, als diese Annahme, allein auch das trifft, soviel ich sehe, nicht zu. Andere sind freilich darüber anderer Meinung, aber hauptsächlich deshalb, weil sie ohne viel Nachdenken die einzige Erklärung für zahlreiche Erscheinungen, die sich uns darbietet, von der Hand weisen, ich meine die Vorgänge, welche wir demnächst unter dem Namen der »Germinalselektion« kennen lernen werden.

HERING's Gedanken scheinen mir in jedem Falle aber schon des-

halb werthvoll, weil sie es recht anschaulich machen, dass wir den Organismus, soviel wir auch von ihm wissen, doch immer nur noch im Groben kennen, und dass zahllose undenkbar feine Vorgänge sich in ihm abspielen, von denen für unser Mikroskop keine Spuren bleiben, dass wir immer nur die Endeffekte aus zahlreichen unsichtbaren, oft in ihrer Feinheit kaum errathbaren Componenten zu erkennen vermögen. Das sollten Diejenigen vor Allen beherzigen, die dem Keimplasma gegenüber von Einfachheit sprechen. Soviel ist jedenfalls sicher: gäbe es eine Vererbung funktioneller Abänderungen, so wäre damit ein weiterer Beweis für die Zusammensetzung des Keimplasmas aus Determinanten geführt, denn ohne sie wäre keine Möglichkeit, dass die Erlebnisse eines einzelnen Organs sich derart auf den Keim übertrüge, wie es das LAMARCK'sche Prinzip verlangt! Etwas und zwar etwas Materielles muss im Keimplasma sich ändern, wenn die starke Übung einer Muskelgruppe, einer Drüse oder einer Nervenzelle sich auf den Keim übertragen soll, und zwar nicht das ganze Keimplasma, sondern nur soviel davon, dass die entsprechende Zellengruppe des Kindes gerade eben dadurch verändert wird. Man wird vielleicht finden, das nöthige noch keineswegs zur Annahme besonderer Determinanten dieser Zellengruppe, man könne sogar mit HERBERT SPENCER das Keimplasma aus lauter gleichen Theilchen zusammengesetzt sein lassen, die dann in der Ontogenese sich entsprechend den verschiedenen gesetzmässig wechselnden Einflüssen, denen sie hier oder dort unterliegen, sich verändern, so brauche dann in jedem von diesen sehr komplizirt gebauten Einheiten (Units) sich blos eine einzige Molekel, vielleicht nur ein einziges Atom zu verändern, um im Laufe der Entwicklung später gerade nur die betreffende Zellengruppe in etwas veränderter Stärke sich anlegen zu lassen.

Ich glaube nun nicht, dass ein chemisches Molekel oder gar ein Atom dazu genügt, aus Gründen, die ich früher schon angeführt habe, — aber stossen wir uns daran einmal nicht, sondern ziehen die Consequenzen aus diesem Zugeständniss, so folgt daraus, dass das »Unit« aus zahlreichen oder zahllosen »Molekeln« oder »Atomen« sich zusammensetzt, von denen ein jedes durch Veränderungen, die es erleidet, einen bestimmten Körpertheil in bestimmter Weise verändert; mit anderen Worten: wir haben wieder eine Determinantenlehre, nur in einem gewaltig verkleinerten Massstab, indem nun ein jedes unsichtbar kleinste Lebenstheilchen oder »Unit« schon alle Determinanten in sich enthält,

während nach meiner Vorstellung erst die Ide, d. h die sichtbaren Chromosomen den Determinanten-Complex in sich einschliessen. Eine solche Theorie wäre also nicht eine Vereinfachung, sondern eine ungeheure Komplizirung der meinigen, und zwar, ohne dass dadurch irgend Etwas gewonnen würde. Höchstens wird dadurch noch anschaulicher gemacht, wie undenkbar verwickelt die Nervenleitungen sein müssten, welche von dem durch Übung veränderten Theil des Körpers nach dem Keimplasma hin, und dort zu all den unzähligen »Molekeln« oder »Atomen« der einzelnen »Units« hinlaufen müssten. Aber auch bei der von mir angenommenen Struktur des Ids aus lebendigen Determinanten wäre — wie schon gesagt — eine solche Nervenleitung eine Ungeheuerlichkeit, die wohl Niemand annehmen würde, und eben deshalb glaube ich, dass mein Argument von der Unvorstellbarkeit der Übertragung der Veränderungen des Personaltheils auf den Germinaltheil trotz HERING's interessantem Vergleich sein Gewicht behalten wird.

Wäre die Vererbung funktioneller Abänderungen eine unbestreitbare Thatsache, — ich wiederhole es — dann müssten wir uns ihr beugen, und dann möchte das »Gedächtniss der organisirten Materie« als eine Ahnung von der Möglichkeit des unbegreiflichen Vorgangs gelten dürfen. Solange aber ein solches Geschehen in keiner Art, weder direkt noch indirekt erwiesen werden kann, wird uns eine so vage Erklärungs-Möglichkeit nicht zur Annahme eines unbewiesenen Vorgangs bewegen dürfen.

XXV. Vortrag.

Germinalselektion.

Meine Herren! Nachdem wir nun erkannt haben, dass die Annahme einer Vererbung funktioneller Anpassungen nicht gerechtfertigt ist, lassen Sie uns herantreten an die so mannichfaltigen Erscheinungen, zu deren Erklärung man des LAMARCK'schen Prinzips nicht entbehren zu können meinte, und uns die Frage vorlegen, ob wir denn im Stande sind, eine andere Erklärung für dieselben zu geben. *Auf welchem Weg kommt der Schein zu Stande, als ob die Wirkungen von Gebrauch und Nichtgebrauch sich vererbten?* Reichen wir mit dem Selektionsprinzip aus und mit der Naturzüchtung DARWIN's und WALLACE's?

Die Antwort auf diese beiden Fragen finden wir am raschesten, wenn wir damit beginnen, für *das Schwinden eines Theils bei Nichtgebrauch* die Erklärung zu suchen.

Dass dieselbe nicht im LAMARCK'schen Prinzip liegen kann, haben wir daran erkannt, dass auch passiv funktionirende Theile, wie überflüssige Flügeladern schwinden, und dass Wegfall der Flügel und Verkümmerung der Ovarien auch bei den Arbeiterinnen der Ameisen eingetreten sind, die Nichts vererben können, weil sie sich nicht fortpflanzen.

Man könnte nun vielleicht geneigt sein, einen direkten Vortheil

in dem Schwinden und endlichen Wegfall eines nicht mehr gebrauchten Organs zu sehen, also sich vorzustellen, dass die Ersparniss an Material und Raum, die dadurch bewirkt wird, von entscheidendem Vortheil für das einzelne Thier und damit für die Erhaltung der Art sein könne, dass also hier diejenigen im Vortheil im Kampf ums Dasein wären, welche das überflüssige Organ in kleinster und reduzirtester Ausführung besitzen. Allein damit reichen wir nicht entfernt zur Erklärung der Erscheinungen aus; die individuellen Schwankungen in der Grösse eines in Rückbildung begriffenen Organs sind in den allermeisten Fällen viel zu gering, als dass sie Selektionswerth haben könnten, ja ich wüsste Ihnen keinen Fall zu nennen, bei welchem man das Gegentheil mit nur einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfte. Was sollte es einem im Dunkeln lebenden Molch, oder einem Krebs nützen, dass sein Auge um eine Variationsnummer kleiner und verkümmerter wäre, als das seines Konkurrenten im Kampf ums Dasein? Oder, um das drastische Beispiel HERBERT SPENCER's zu gebrauchen, wie könnte bei einem Koloss, wie dem grönländischen Wal, die um einige Zoll geringere Länge seiner Hinterbeine den Ausschlag geben über Leben und Tod gegenüber seinen Genossen mit minder reduzirten Hintergliedmassen? Eine so geringe Ersparniss an Material verschwindet den Tausenden von Zentnern gegenüber, welche das Thier wiegt. Solange die Gliedmassen noch über die Fläche des Rumpfes hervorragen, mögen sie ein Hinderniss für das rasche Schwimmen des Thieres bilden, obgleich auch dies schwerlich viel ausmachen wird, sobald sie aber in der phyletischen Entwicklung der Wale schon so verkleinert waren, dass sie unter die Fläche der Haut hinabsanken, da bildeten sie kein Hinderniss mehr für das Schwimmen, und ihre weitere Verkleinerung bis zu ihrem heutigen gänzlich im Fleisch des Thieres verborgenen und stark verkümmerten Zustand kann auch auf negative Selektion nicht bezogen werden.

Ich habe nun vor Jahren schon versucht, das Verkümmern nichtgebrauchter Theile durch einen Vorgang zu erklären, den ich Panmixie nannte. Naturzüchtung bewirkt nicht nur die Anpassungen, sondern sie erhält auch die Organe auf der einmal erreichten Höhe der Anpassung durch stete Beseitigung der Individuen, bei denen das betreffende Organ etwa in minder hoher Vollkommenheit vorkommt. Dadurch muss eine um so grössere Konstanz des betreffenden Organs hervorgerufen werden, je länger dieser Prozess der konservirenden Auslese andauert, und Abweichungen vom vollkommnen Organ werden mit der Zeit immer seltener auftreten.

Wenn nun diese erhaltende Thätigkeit der Naturzüchtung es bewirkt, dass die Theile und Organe der Art sich auf der vollen Höhe erhalten, so folgt daraus, dass sie von ihr herabsinken müssen, sobald diese Thätigkeit einmal aufhören sollte. Sie hört aber auf, sobald ein Organ keinen Nutzen mehr für das Thier hat, wie z. B. das Auge für eine Kruster-Art, die in die dunkle Tiefe unserer Seeen dauernd hinabsteigt, oder in die Abgrundzone des Oceans oder in unterirdische Höhlensysteme. In diesem Falle hört jede Selektion der Individuen in Bezug auf das Auge auf; es ist gleichgültig für das Überleben im Kampf ums Dasein, ob das Auge vollkommen ist oder weniger vollkommen, weil kein Individuum durch schlechtere Augen mehr in Nachtheil gesetzt, etwa an dem Erwerb seiner Nahrung gehindert wird. Die schlechter Sehenden werden also ceteris paribus eben so gut Nachkommen erzielen als die vortrefflich Sehenden, und die Folge davon muss eine allgemeine Verschlechterung des Auges sein, weil die schlechten Augen sich nun eben so gut vererben wie die guten, und so die Reinzucht guter Augen unmöglich machen.

Die so entstehende Mischung ist etwa zu vergleichen der eines feinen Weins, dem man ein Liter Essig zusetzt; das ganze Fass wird dadurch verdorben, weil sich der Essig mit jedem Tropfen des Weins mischt. Da nun bei jedem Theil einer jeden Art Schwankungen stets vorkommen, darunter immer auch solche sind, die das betreffende Organ minderwerthig machen, zuerst vielleicht selten, bald aber in jeder Generation, so ist ein Herabsinken des Organs von der Stufe möglichster Vollkommenheit unvermeidlich, sobald es überflüssig wird. Die funktionelle Unbrauchbarkeit des Organs muss auch immer mehr zunehmen, je länger die Nutzlosigkeit desselben andauert, wie man zugeben wird, wenn man bedenkt, dass nur das vollkommenste Zusammenpassen aller einzelnen Theile ein Organ leistungsfähig erhalten kann, dass aber alle Theilstücke eines Organs variiren, und dass jede Abweichung vom Optimum eine weitere Verschlechterung des Ganzen bedeutet. Ein Auge z. B. kann überhaupt nicht mehr in der Richtung »besser« variiren, weil es schon die äusserste mögliche Höhe seiner Güte erreicht hat; es muss durch jede Veränderung schlechter werden.

Romanes hat diese Idee, dass Nachlass der Naturzüchtung allein schon den Rückschritt eines Theils veranlassen müsse, schon ein Jahrzehnt vor mir ausgesprochen, ohne dass aber er selbst, noch die damalige Wissenschaft dem Gedanken grösseres Gewicht beilegte,

so dass er wieder in Vergessenheit gerieth. Das war begreiflich, insofern damals die Gültigkeit des LAMARCK'schen Prinzips noch nicht angefochten worden war, man also eines anderen Prinzips zur Erklärung des Schwindens nichtgebrauchter Theile noch nicht bedurfte.

Ich selbst befand mich in der entgegengesetzten Lage. Als sich meine Zweifel am LAMARCK'schen Prinzip mehr und mehr verstärkten, musste ich einen Umwandlungsfaktor zu entdecken suchen, der das Verkümmern bei Nichtgebrauch allein aus sich heraus schon bewirkt, und eine Zeit lang glaubte ich diesen in der Panmixie, d. h. der Vermischung Aller, der gut und der schlecht Ausgerüsteten gefunden zu haben. Wirksam ist dieser Faktor ja sicher, aber je mehr ich die Frage durchdachte, um so klarer wurde es mir, dass noch etwas Anderes mitspielen muss, dass Panmixie allein zwar wohl das funktionelle Schlechterwerden des Organes erklärt, nicht aber seine Abnahme an Grösse, sein allmäliges Schwinden und sein zuletzt eintretendes völliges Verschwinden. Und doch ist das der Weg, den alle völlig nutzlos gewordenen Organe gehen, langsam zwar, aber ganz sicher. Wenn aber nur Panmixie das Verkommen des Organs leitete, wenn also nur zufällige Variationen es wären, die durch Panmixie vererbt, und nach und nach über die ganze Art ausgebreitet würden, wie käme es, dass stets nur Variationen nach »kleiner« sich einstellten? — was doch offenbar der Fall ist. Warum sollten nicht auch Variationen nach »grösser« vorkommen? und wenn das der Fall wäre, warum sollte dann ein nutzloses Organ nicht auf der ursprünglichen Grösse sich erhalten können, wenn man denn auch zugeben wollte, dass ein Nochgrösserwerden durch Naturzüchtung verhindert werden würde? Und doch kommt dies nie vor, und das Kleinerwerden ist so sehr ausnahmlose Regel, dass man mit dem Begriff eines »rudimentären« Organs fast mehr an das »klein« als an das »unvollkommen« desselben denkt.

Es muss also noch etwas Anderes mit im Spiele sein, welches bewirkt, dass bei einem nutzlos gewordenen Organ die Minus-Variationen die Plus-Variationen stets und dauernd überwiegen, und dieses Etwas kann nirgends anders liegen, als da, wo die Wurzel aller erblichen Variationen liegt: im Keimplasma. Durch diesen Gedankengang werden wir also auf die Auffindung eines Prozesses geleitet, den wir als Selektion zwischen den Elementen des Keimplasmas bezeichnen müssen, oder wie ich ihn kurz genannt habe als Germinalselektion.

Wenn die Substanz des Keimplasmas — wie wir annahmen — aus ungleichen lebenden Theilchen zusammengesetzt ist, welche ungleichen Antheil an dem Aufbau des Organismus haben, so folgt daraus allein schon, dass sie sich zu einander in einem bestimmten labilen Gleichgewichtszustand befinden müssen, der nicht gestört werden kann, ohne dass nicht auch der Bau des Organismus selbst, der aus dem Keimplasma hervorgeht, sich anders gestaltet. Wenn aber weiter unsere Ansicht richtig ist, nach welcher diese einzelnen und verschiedenen lebendigen Einheiten des Keimplasmas »Determinanten« sind, d. h. Anlagen bestimmter Theile des Organismus in dem Sinn, dass diese Theile nicht entstehen könnten, falls ihre Determinanten im Keimplasma fehlten, und dass sie anders ausfallen würden, wären jene in anderer Weise zusammengesetzt, so ergeben sich weittragende Folgerungen daraus.

Wohl können wir von dem feinsten Bau des Keimplasmas direkt Nichts erfahren, und auch von den Lebensvorgängen im Innern vermögen wir nur sehr Wenig zu errathen, aber so viel wenigstens lässt sich sagen, dass seine lebendigen Theilchen ernährt werden und sich vermehren. Daraus aber folgt, dass Nahrung in gelöstem Zustand zwischen diese Lebenstheilchen eindringt, und weiter, dass es von der Menge der den einzelnen Determinanten zufliessenden Nahrung in erster Linie abhängt, ob und wie schnell dieselben wachsen. Solange die Keimzellen sich durch Theilung vermehren, haben die Determinanten keine andere Funktion, als die des Wachsens; ein Theil ihrer Substanz verbrennt, und liefert dabei die zur Assimilation, d. h. zur Bildung neuer lebender Substanz nöthige Energie-Menge.

Würde nun jeder Determinanten-Art stets genau die gleiche Menge von Nahrung zufliessen, so würden alle in dem gleichen Mass wachsen müssen, nämlich genau entsprechend ihrer Assimilationskraft. Nun wissen wir aber, dass in gröberen Verhältnissen, die wir direkt beobachten können, nirgends absolute Gleichheit vorkommt, dass alle Lebensvorgänge Schwankungen ausgesetzt sind; irgend welche kleine Hindernisse in dem Zuströmen der Nahrungsflüssigkeit oder in ihrer Zusammensetzung verursachen schlechtere Ernährung des einen, bessere des anderen Theils. Dergleichen Unregelmässigkeiten und Ungleichheiten nun werden wir in den kleinsten, für uns unkontrollirbaren Verhältnissen des Keimplasmas ebenfalls voraussetzen dürfen, und die Folge derselben wird eine jeweilige leise Verschiebung des Grössen- und Stärke-Gleichgewichts des Determinanten-Systems sein; denn die schwächer ernährten Determinanten werden

langsamer wachsen, geringere Grösse und Stärke erreichen und sich langsamer vermehren.

Nun hängt aber die Wachsthumsstärke nicht blos an dem Zufluss der Nahrung; in derselben Nährflüssigkeit wächst die eine Zelle rasch, die andere langsam; sie hängt vielmehr zugleich zum grossen Theil von der Assimilationskraft der Zelle ab. So wird auch die Assimilationskraft der Determinanten, ihre Affinität zur Nahrung eine verschiedene sein, je nach ihrer Constitution, und eine schwächere Determinante wird bei gleicher Nahrungszufuhr doch kleiner bleiben, als eine kräftigere.

Auf der durch die Zufälligkeiten der Nahrungszufuhr bedingten ungleichen Ernährung der Determinanten scheint mir nun in letzter Instanz die individuelle erbliche Variabilität zu beruhen. Wenn durch sie z. B. die Determinante *A* zu einer bestimmten Zeit etwas schlechter mit Nahrung versorgt wird, als die Determinante *B*, so wächst sie dann langsamer, bleibt schwächer und wird, wenn die Keimzelle sich zum Thier entwickelt, den betreffenden Theil schwächer hervorrufen, als er bei anderen Individuen zu sein pflegt.

Jedenfalls sind diese primären Ungleichheiten in der Ausbildung der Determinanten, wie sie durch eine vorübergehende Ungleichheit des Nahrungsstromes verursacht werden, viel zu gering, um von uns in ihren Folgen beobachtet werden zu können. Sie müssen erst längere Zeit andauern, um bemerkbar zu werden, aber sie werden auch längere Zeit andauern können, und ihre Wirkungen müssen sich dann summiren, weil jedes Schwächerwerden der Determinante auch zugleich eine Minderung ihrer Assimilationskraft bedeutet, weil somit das Wachsthum sich aus dem doppelten Grunde verlangsamt, dass passive und aktive Ernährung zugleich abnehmen. Wir wissen ja aus den gröberen Verhältnissen der histologischen Elemente des Körpers, dass die Funktion das Organ kräftigt, Nichtübung dasselbe schwächt, und wir sind berechtigt, diesen Satz auch auf diese kleinsten Verhältnisse und Lebenseinheiten anzuwenden. So muss also im Verlauf der Vermehrung der Keimzellen die schwächer arbeitende Determinante *A* nach und nach, wenn auch sehr langsam immer schwächer, d. h. immer weniger assimilationskräftig werden, vorausgesetzt, dass der intragerminale Nahrungsstrom an der betreffenden Stelle nicht etwa wieder ein stärkerer wird, auf welche Möglichkeit ich später wieder zurückkomme. Während aber die eine Determinante langsam schwächer wird, kann ihre Nachbarin gerade dadurch in aufsteigende Variation gerathen, dass erstere die zufliessende Nahrung

nicht mehr vollständig bewältigen kann in Folge ihrer gesunkenen Assimilationskraft u. s. w.

So werden die Determinanten hier in auf-, dort in absteigende Bewegung gerathen und in solchen Schwankungen des Gleichgewichtes des Determinanten-Systems sehe ich die Wurzel aller erblichen Variation, darin aber, dass die Variationsrichtungen bestimmter Determinanten sich unbegrenzt weiter fortsetzen müssen, solange sich dem kein Hinderniss entgegenstellt, liegt die Möglichkeit der Anpassung des Organismus an die wechselnden Verhältnisse, das Emporsteigen und Umgestalten des einen Theils, das Verkümmern und Schwinden des anderen, kurz die Vorgänge der Naturzüchtung. Der Grund aber, warum solche Variationsbewegungen sich fortsetzen müssen, bis sie auf Widerstand stossen, liegt darin, dass jede zufällige, d. h. durch blosse passive Nahrungsschwankung veranlasste Auf- oder Abwärtsbewegung einer Determinante diese zugleich stärkt oder schwächt, sie also die Nahrung noch stärker oder noch schwächer als vorher anzuziehen befähigt; in ersterem Fall wird sich ein immer stärkerer Nahrungsstrom gegen sie hin bilden, im letzteren werden ihr die Nachbar-Determinanten von allen Seiten her in steigender Progression mehr Nahrung entziehen; im ersteren wird sie solange immer stärker werden, als sie den Nahrungsstrom noch stärker auf sich lenken kann, im letzteren wird sie solange schwächer werden, bis sie überhaupt verschwindet. Für die aufsteigende Progression sind, wie leicht zu ersehen, Grenzen gesetzt, nicht nur in der begrenzten Nahrungsmenge, welche in dem ganzen Id zirkuliren kann, sondern auch in den Nachbar-Determinanten, welche früher oder später einer weiteren Nahrungsentziehung Widerstand leisten werden, für die absteigende Progression aber gibt es keine Grenze, als den völligen Schwund, der denn auch in allen den Fällen wirklich eintritt, in welchen es sich um die Determinante eines nutzlos gewordenen Theils handelt. Beide Bewegungen aber, die aufwärts, wie die abwärts gerichtete, haben zunächst Nichts mit Naturzüchtung, d. h. Personalselektion zu thun, sie sind Vorgänge eigener Art, die sich abspielen rein nach intragerminalen Gesetzen. Ob eine Determinante sinkt oder steigt, das hängt in allen Fällen nur von dem Spiel der Kräfte im Innern des Keimplasmas ab, nicht etwa davon, ob die betreffende Variationsrichtung nützlich oder schädlich, ob das betreffende Organ, die Determinante, von Werth oder ohne solchen ist. Darin gerade liegt die hohe Bedeutung dieses Kräftespiels im Keimplasma, dass es ganz unabhängig von den

Beziehungen des Organismus zur Aussenwelt Variationen schafft. Dann freilich greift Personalselektion in vielen Fällen ein, aber auch dann kann sie nicht das Steigen oder Sinken der einzelnen Determinante direkt bewirken, das sind Vorgänge, die ihr gänzlich entzogen bleiben; aber sie kann durch Entfernung der Träger ungünstig variirender Determinanten dem weiteren Fortschreiten solcher Richtungen ein Ziel setzen, wie wir gleich noch im Genaueren sehen werden. Personalselektion wirkt durch Entfernung ungünstig variirender Individuen aus dem genealogischen Stammbaum der Art, damit aber entfernt sie zugleich auch ungünstig variirende Determinanten und unterbricht damit für alle Zeit ihr Variiren.

Ich habe diese im Innern des Keimplasmas sich unausgesetzt abspielenden Vorgänge als Germinalselektion bezeichnet, weil sie das Analogon jener Vorgänge der Selektion sind, welche wir an den gröberen Lebenseinheiten, den Zellen, Zellengruppen und Personen schon kennen. Ist das Keimplasma ein Determinanten-System, dann müssen auch zwischen seinen Theilen dieselben Gesetze des Kampfes ums Dasein, um Nahrung und Vermehrung in Kraft sein, welche zwischen allen Systemen lebendiger Einheiten Gültigkeit haben, zwischen den Biophoren, welche das Protoplasma des Zellkörpers bilden, zwischen den Zellen eines Gewebes, zwischen den Geweben eines Organs, zwischen den Organen selbst, wie zwischen den Individuen einer Art und zwischen den miteinander konkurrirenden Arten.

Wenn dem aber so ist, dann haben wir damit die Erklärung für jede erbliche Abänderung eines Theiles in der Hand, aufsteigende, wie absteigende. Betrachten wir zuerst die Letzteren etwas näher, also das Schwinden funktionsloser oder unnützer Organe, so ist es klar, dass von dem Augenblick an, wo im Leben einer Art ein Organ N unnütz wird, Naturzüchtung ihre Hand von ihm abzieht; Individuen mit besseren und schlechteren Organen N sind nun gleich lebens- und konkurrenzfähig, der Zustand der Panmixie tritt ein, und das Organ N sinkt dadurch nothwendig um Etwas von seiner ursprünglichen Höhe herab.

Dass dem so sein muss, werden Sie zugeben, wenn Sie Sich erinnern, dass jedes Organ einer Art nur dadurch auf seiner Höhe erhalten wird, dass Personalselektion unausgesetzt über dasselbe wacht und alle minderwerthigen Varianten desselben durch Ausmerzung der betreffenden Individuen beseitigt. Dies hört nun auf. Wenn jetzt durch die intragerminalen Nahrungsschwankungen eine schwächere Variante des unnützen Organs N entsteht, so vererbt diese sich

ebensogut auf Nachkommen, wie das normal entwickelte Organ, und kann sich im Laufe der Generationen auf immer zahlreichere Individuen, ja sie muss sich schliesslich auf alle in irgend einem Grad vererben. Man hat mir vielfach eingeworfen, dass Varianten nach oben eben so viel Aussicht hätten zu entstehen, also solche, nach unten, allein dies ist ein Irrthum. Möchten selbst im Anfang die Minus-Variationen seltener sein als die Plus-Variationen, so müssten doch im Laufe der Generationen die Minus-Variationen überwiegen, weil aufsteigende Varianten des nutzlosen Organs nicht gleichgültig für den Organismus sind, sondern nachtheilig. Vielleicht wirkt eine Vergrösserung des nutzlos gewordenen Organs selbst noch nicht nachtheilig, wohl aber die seiner Determinante, denn die Nahrung, welche eine aufsteigende Determinante mehr braucht als vorher, entzieht sie ihrer Umgebung, also den sie unmittelbar umgebenden Determinanten; diese aber sind solche von funktionirenden, somit unentbehrlichen Theilen. Individuen also, in deren Keimplasma die Determinante des nutzlosen Organs aufsteigt, und dadurch die Determinanten noch thätiger Organe herabdrückt, unterliegen der Personalselektion und werden ausgemerzt. Es bleiben also blos solche mit absteigenden Determinanten übrig, mit anderen Worten: die Aussicht auf Schwächungs-Varianten der nutzlosen Determinante überwiegt bei Weitem die auf Stärkungs-Varianten; Letztere werden sehr bald überhaupt nicht mehr vorkommen, denn sobald einmal eine Determinante von ihrer normalen Höhe auch nur etwas herabgesunken ist, befindet sie sich damit auf einer schiefen Ebene, auf der sie sehr langsam zwar, aber unaufhaltsam abwärts gleitet. Die um Weniges schwächer assimilirenden Determinanten werden von ihren stärkeren Nachbarn stets eines Theils der ihnen zufliessenden Nahrung beraubt werden, und müssen in Folge dessen eine neue Schwächung erleiden. Da ihnen nun niemals mehr durch Naturzüchtung wieder aufgeholfen wird, indem das Organ für die Art keinen Werth mehr besitzt, so können sich die geschwächten Determinanten von *N* auch nie durch Auswahl der besseren unter ihnen wieder heben, sie müssen vielmehr in dem Kampf mit den für die Art nothwendigen Determinanten, die sie umgeben, allmälig unterliegen, indem sie immer schwächer werden und schliesslich schwinden.

Dieses gänzliche Verschwinden eines nutzlosen Theils erfolgt indessen ganz überaus langsam; die Wale, die doch schon seit dem Beginn der Tertiärzeit als solche existiren, haben heute ihre hinteren

Gliedmassen noch nicht völlig verloren, sondern tragen sie als Rudimente in der Muskelmasse ihres Rumpfes mit sich herum, und die Vögel, die noch weit älter sind, zeigen heute noch in der Embryonal-Anlage die fünf Finger ihrer Reptilien-Vorfahren, obgleich schon ihre Vogel-Ahnen der Jura-Periode, wenn wir nach dem Archaeopteryx schliessen dürfen, nur drei Finger noch besassen, ähnlich, wie die heutigen Vögel. Eine lange Reihe solcher Beispiele liesse sich aufführen, und besonders die moderne Embryologie hat deren viele beigebracht, welche, wie dieses Beispiel der Vogelfinger, auf eine gewisse Gesetzmässigkeit im Schwinden der einzelnen Theile eines überflüssig gewordenen Organs hindeuten. Theile, welche im fertigen Thier spurlos verschwunden sind, erscheinen doch noch in jeder Embryonal-Anlage aufs Neue, um dann erst im Laufe der Ontogenese zu verschwinden. Bildlich gesprochen könnte man dies auf Grund der Determinanten-Lehre so ausdrücken, dass die Determinanten des schwindenden Organs, indem sie immer schwächer werden, einen immer geringeren Weg der ganzen Ontogenese des Organs mehr bestimmen können, so dass dasselbe zuletzt nur noch in seiner ersten Anlage zu Stande kommt. Doch ist das nur ein Gleichniss; die Wirklichkeit können wir hier nicht erschliessen, solange wir die physiologische Rolle der Determinanten nicht kennen, noch auch nur die Gesetze des Rückschreitens nutzloser Organe. In letzterer Beziehung wird sich noch Manches erreichen lassen, wenn vergleichende Anatomie und Embryologie bewusst auf dieses Ziel lossteuern, und vielleicht werden sich daraus dann auch bestimmtere Schlüsse auf die Zusammensetzung und die Thätigkeit der Determinanten im Keim ziehen lassen.

Für jetzt müssen wir uns damit begnügen, einzusehen, dass unter der Voraussetzung von Determinanten sich das Schwinden nutzlos gewordener Organe als ein Prozess der Intraselektion begreifen lässt, der sich zwischen den »Anlagen« des Keimplasmas abspielt, und der auf demselben Prinzip des »Kampfes der Theile« beruht, welches WILHELM ROUX so glänzend und fruchtbringend in die Wissenschaft eingeführt hat. Wenn überhaupt ein Kampf um Nahrung und Raum stattfindet, dann muss in der That jedes zufällige passive Schwächerwerden zu einem dauernden Schwächezustand, und einem anhaltenden und unwiderruflichen Herabsinken der Grösse und Stärke der betreffenden »Anlage« führen, falls nicht »Personalselektion« eingreift, und durch Auswahl der in Bezug auf die betreffende Anlage Stärksten unter den Geschwächten die Anlage

wieder auf ihre normale Höhe hebt. Dies aber geschieht eben dann nicht, wenn das Organ nutzlos geworden ist.

So erklärt es sich, dass nicht nur Theile mit aktiver Funktion, wie Gliedmassen, Knochen, Muskeln, Bänder, Nerven und Drüsen schwinden, wenn sie funktionslos werden, sondern auch passiv wirkende Theile, wie die Färbung der äusseren Flächen der Thiere, wie die leblosen Skelettstücke der Gliederthiere und die genaue Anpassung ihrer Dicke an die nachlassende Funktion, das Schwinden überflüssig gewordener Flügeladern, das Schwinden des harten Chitinpanzers des Hinterleibs, wenn derselbe wie bei Einsiedlerkrebsen, Phryganiden und Psychiden in ein schützendes Gehäuse geborgen wird. Dadurch allein aber erklärt es sich auch, wie funktionslos gewordene Theile, z. B. die Flügel der Ameisen, bei ihren sterilen Arbeiterinnen schwinden können.

Das Prinzip der Germinalselektion zeigt sich aber in seiner ganzen Bedeutung erst dann, wenn wir auch die positive Seite desselben mit in Betracht ziehen. Wir waren zu dem Satz gekommen, dass durch Schwankungen des Nahrungszuflusses ein Theil der homologen, verschiedenen Iden angehörenden Determinanten nach der Minus-, ein anderer Theil nach Plus-Richtung hin variire, und dass diese Richtung so lange beibehalten werden müsse, als nicht irgend welche intragerminale Hindernisse sich dem entgegenstellen. Solange also Letzteres nicht geschieht, wird die einmal eingeschlagene Variationsrichtung der betreffenden Determinanten beibehalten, ja sie muss sich allmälig verstärken, weil eben jede passive Änderung nach oben oder nach unten zugleich eine Stärkung oder Schwächung der Assimilationskraft der Determinante zur Folge hat.

Setzen wir nun den Fall positiver Variation der Determinanten eines Organs *N*, welches der Art in noch stärkerer Ausführung nützlich wäre, als die ist, die es bis jetzt gehabt hat. Die Variation nach aufwärts ist zuerst eine rein passive, durch zufällige Nahrungsschwankung entstanden, sie wird aber bald eine aktive, indem die stärker gewordene Determinante nun auch stärkere Affinitäten zu Nahrung gewinnt, also stärker die Nahrung anzieht. Dadurch erhält sich der verstärkte Nahrungsstrom, dessen allmäliges Resultat eine derartige Verstärkung der Determinante im Laufe der Keimzellen-Generationen sein muss, dass der betreffende durch diese Determinante bestimmte

Theil — die Determinate — in einer Plus-Variation auftreten muss. Kommt nun noch Auswahl der Personen durch natürliche oder künstliche Züchtung hinzu, so wird dadurch ein Schwanken dieser Anlage nach der Minus-Seite gänzlich verhindert, die Variationsrichtung der Determinante bleibt die positive, und fortgesetztes Eingreifen der Personalselektion kann die Ausbildung derselben auf das mögliche Maximum steigern, d. h. so weit, bis weitere Steigerung unzweckmässig wird, einer solchen also durch Personalselektion Halt geboten werden muss. Dies aber wird immer geschehen, sobald die Steigerung des Organs nachtheilig für die Lebensfähigkeit des Ganzen wird, also auch dann, wenn dadurch die Harmonie der Körpertheile dauernd gestört würde.

Dass nun aufwärts gerichtete Variation wirklich lange Zeit andauern kann, zeigt uns besonders die künstliche Züchtung, wie sie der Mensch an seinen Hausthieren und Culturpflanzen ausgeübt hat. Zuerst tritt dabei Variabilität allgemeiner oder doch vielgestaltiger Art in Folge der stark veränderten Lebensverhältnisse ein; die gewöhnlichen Schwankungen der Determinanten verstärken sich durch die verstärkten Schwankungen der intragerminalen Ernährungsströmungen, und nun wird es möglich, dass der Mensch die ihm genehmen, zufällig sich darbietenden Variationen einzelner Theile oder auch ganzer Complexe von Theilen bewusst oder unbewusst zur Nachzucht auswählt, und er vermag so eine lange anhaltende, oft eine scheinbar unbegrenzte Steigerung von Veränderungen in derselben Richtung hervorzurufen, obgleich er direkt auf das Keimplasma und seine Determinanten keinen Einfluss ausüben kann; die einmal entstandene Variationsrichtung einer Determinante geht eben von selbst weiter, und die Auswahl kann nichts weiter thun, als ihr freie Bahn schaffen, indem sie die anders variirenden Determinanten durch ihre Träger beseitigt.

Dass künstliche Züchtung einen Theil steigern kann, steht ja schon lange fest, allein wodurch dies möglich wird, wie es also theoretisch zu erklären ist, war bisher recht dunkel, denn nehmen wir auch den günstigsten Fall, dass beide Eltern die gewünschte Variation besitzen, so kann doch keine Rede davon sein, dass die Charaktere der Eltern sich im Kinde summirten; vielmehr wird dadurch nur die Wahrscheinlichkeit grösser, dass der betreffende Charakter K im Kinde überhaupt wieder auftritt, z. B. beim Menschen eine krumme oder eine lange Nase. Wohl kann auch eine Steigerung des Charakters die Folge davon sein, dass in beiden Eltern die Determinanten K in

Überzahl vorhanden sind gegenüber heterodynamen Determinanten K' u. K'', denn dadurch wird die Wahrscheinlichkeit wachsen, dass durch Reduktionstheilung und Amphimixis wieder eine überwiegende Majorität von K-Determinanten das Keimplasma des Kindes zusammensetzt, und ferner, dass diese Determinanten K noch stärker dominiren den wenigen K' gegenüber. Es kann also wohl sein, dass aus den langen Nasen der beiden Eltern eine noch etwas längere des Kindes hervorgeht, oder dass Eltern von bedeutender Körpergrösse noch grössere Kinder haben, aber solche Steigerungen bleiben auf diese eine Generation beschränkt und führen nicht zu einer dauernden Steigerung des Charakters; dauernde Steigerung kann nicht blos auf der Sammlung der Determinanten K und ihrer Alleinherrschaft ihren Antipoden K' gegenüber beruhen, sondern nur auf ihrer eigenen Veränderung, und eine solche kann wieder nur auf Germinalselektion, nicht auf Personalselektion beruhen, wenn auch die Erstere durch Letztere wesentlich gefördert werden kann.

Dass die Vererbung von beiden Eltern her bei der Steigerung eines Theils durch künstliche Züchtung nur nebenbei in Betracht kommt, sieht man am besten daraus, dass vielfach sekundäre Sexualcharaktere umgezüchtet worden sind, bei welchen also der Züchter die Auswahl nur bei einem der Eltern in der Hand hat. Dennoch sind gerade auf diesem Gebiete die grössten Erfolge erzielt worden; man denke nur an die japanische Rasse der Hähne mit sechs Fuss langen Schwanzfedern. Hier ist dieses überraschende Resultat durch strenge Zuchtwahl der Hähne erreicht worden, deren Federn um ein Geringes länger waren, als die der anderen Hähne, und die Steigerung der Schwanzfeder-Länge beruhte also — unserer Theorie nach — einfach darauf, dass durch Auswahl der bereits im Aufsteigen begriffenen Determinanten dieser Prozess des Aufsteigens vor einer Unterbrechung durch zufällige ungünstige Nahrungszuflüsse bewahrt wurde. Das Anhalten der einmal eingeschlagenen aufsteigenden Variationsrichtung wird also nicht direkt durch die Personen-Auslese bewirkt, wohl aber indirekt, denn die Steigerung würde ohne dieses stets von Neuem wieder erfolgende Eingreifen der Züchtung leicht zum Stillstand und sogar zur Umkehr der Variationsrichtung kommen. Es spielen hier noch zwei Momente mit herein, die wir bisher noch nicht genügend beachtet haben: die Mehrzahl der Ide in jedem Keimplasma und die geschlechtliche Fortpflanzung.

Wenn — wie wir annehmen mussten — mehrere oder viele Ide

jedes Keimplasma zusammensetzen, so muss auch die Determinante jeden Theiles des Organismus mehr- oder vielfach darin enthalten sein, denn jedes Id enthält potentia den ganzen Organismus, wenn auch in individueller Färbung. Das Kind wird also nicht durch die Determinanten eines Ids bestimmt, sondern durch diejenigen vieler Ide, und die Variationen irgend eines Körpertheils hängen nicht von der Veränderung einer einzigen Determinante X ab, sondern von dem Zusammenwirken aller Determinanten X, wie sie in den sämmtlichen Iden des betreffenden Keimplasmas enthalten sind. Also erst, wenn eine Mehrzahl der Determinanten X aufwärts oder abwärts variirt haben, beherrschen sie zusammen die Bildung des Theiles X' und bewirken, dass derselbe grösser oder kleiner ausfällt.

Wir haben passive Ernährungsschwankungen als erste Ursache der individuellen Variation angenommen, und es ist klar, dass die Wirkung dieser ersten Ungleichheits-Ursache bedeutend eingedämmt werden muss durch die Mehrheit der Ide und somit der korrespondirenden homologen Determinanten. Denn wenn auch passive Ernährungsschwankungen bei allen Determinanten fortwährend vorkämen, so wäre doch nicht gesagt, dass dieselben bei den Determinanten X aller Ide in derselben Richtung erfolgen müssten, vielmehr können die Einen X nach aufwärts, die Anderen X nach abwärts variiren, und diese Wirkungen können sich in der Ontogenese aufheben; deshalb werden wohl in vielen Fällen die Schwankungen der einzelnen X-Determinanten im Produkt nicht zur Geltung kommen. Da es aber — wie wir später sehen werden — nur zwei Richtungen der Schwankungen gibt, aufwärts und abwärts, so muss es auch vorkommen, dass eine Majorität derselben Richtung sich zusammenfindet, und damit ist die Grundlage gegeben, auf welcher Germinalselektion weiterbauen kann, und auf welcher sie durch die Reduktionstheilung und die nachfolgende Amphimixis sehr wesentlich in ihrer Wirkung unterstützt wird.

Denn Reduktionstheilung entfernt die Hälfte der Ide und damit der Determinanten aus der reifen Keimzelle, und je nachdem nun der Zufall eine Majorität gleichsinnig variirender X-Determinanten beisammen lässt oder sie trennt, enthält diese eine Keimzelle die Anlage zu einer Plus- oder Minus-Variation von X, und es ist möglich, dass erst durch die Reduktion eine Majorität oder Minorität zu Stande kommt. Das Keimplasma des Elters enthalte z. B. die Determinante X

in seinen 20 Iden 12 Mal in Minus-Variation, 8 Mal in Plus-Variation so kann nach unserer Vorstellung die Reduktionstheilung diese 20 Determinanten so in zwei Gruppen trennen, dass die eine acht Plus- und zwei Minus-Variationen erhält, die andere zehn Minus-Variationen, oder die eine sechs Plus- und vier Minus-Variationen, die andere zwei Plus- und acht Minus-Variationen u. s. w. Jede Keimzelle nun, welche eine Majorität von Plus- oder Minus-Variationen enthält — und bei den meisten muss dies der Fall sein — kann sich, wenn sie zur Amphimixis gelangt, mit einer Keimzelle verbinden, welche auch ihrerseits eine Plus- oder Minus-Majorität der Determinante X enthält, und wenn nun dabei gleichsinnige, z. B. Plus-Majoritäten zusammentreffen, so muss die Plus-Variation von X im Kind um so schärfer zum Ausdruck kommen.

Wenn also auch die einzelne Determinante X dadurch nicht weiter verändert wird, dass viele gleichsinnig variirende mit ihr zusammenarbeiten, so wird doch die *Gesammtwirkung* der Plus-Determinanten eine grössere dadurch, und zugleich die *Sicherung des Einhaltens derselben Variationsrichtung* für die folgende Generation. Denn wenn in dem Keimplasma des Elters z. B. 16 von 20 Iden die Determinante X in Plus-Variation besitzen, so können durch die Reduktionstheilung überhaupt keine Minus-Majoritäten mehr entstehen.

Gerade darauf nun muss die Wirkung der Naturzüchtung, der Personalselektion, beruhen, dass sie die Keimplasmen mit Majoritäten der bevorzugten Variationsrichtung zur Nachzucht auswählt, denn dies und nichts Anderes thut sie, wenn sie Individuen auswählt, welche die bevorzugte Variante besitzen. Dadurch wird der Prozess der Steigerung insofern bedeutend gefördert, als dadurch die entgegengesetzt variirenden Determinanten X mehr und mehr aus dem Keimplasma hinausgeschafft werden, so lange bis *nur* noch die bevorzugten Variationen von X übrig bleiben, unter denen bei fortgesetzter Steigerung der eingeschlagenen Richtung durch Germinalselektion nun ebenfalls wieder die entgegengesetzten Variationen beseitigt werden u. s. f. *Reduktionstheilung und Amphimixis sind also mächtige Mittel zur Beförderung der Umwandlung der Lebensformen,* wenn sie auch nicht die letzten Ursachen derselben sind.

Nachdem wir nun den Gedanken der Germinalselektion kennen gelernt haben, wollen wir versuchen, uns darüber klar zu werden, *was sie vermag, wie weit ihre Wirkungssphäre reicht, vor Allem ob sie auch ohne Mitwirkung von Personalselektion*

dauernde Umgestaltungen der Arten bewirken kann, und welche Art von Abänderungen wir etwa ihr allein zuschreiben dürfen.

Zunächst möchte ich noch einmal auf die oben schon kurz behandelte Frage zurückkommen, ob denn jede Schwankung einer Determinante nach aufwärts oder nach abwärts sich unbegrenzt fortsetzen muss. Man möchte doch glauben, die grosse Constanz, welche viele Arten zeigen, stünde damit in grellem Widerspruch, denn wenn jede minutiöse Variation einer Determinante sich unbegrenzt in derselben Richtung weiter fortsetzen müsste, so müsste man erwarten, alle Theile des Organismus in steter Unruhe zu finden, die einen aufwärts, die anderen abwärts variirend, stets bereit, den Typus der Art zu sprengen. Sollte nicht eine innere Selbstregulirung des Keimplasmas stattfinden, welche verhindert, dass jede entstehende Variationsrichtung unbegrenzt andauert? eine Art von Selbststeuerung des Keimplasmas, welche die einmal erreichte Gleichgewichtslage des Determinantensystems immer wieder herzustellen bestrebt ist, wenn sie gestört wurde?

Es ist schwer, darauf eine sicher begründete Antwort zu geben. Von unserer Kenntniss des Keimplasmas aus können wir nicht ins Reine kommen, da wir in seinen Bau keine Einsicht besitzen, wir können nur aus den beobachteten Variations- und Vererbungserscheinungen auf die Vorgänge im Keimplasma zurückschliessen. Da stehen sich denn zwei Thatsachen diametral entgegen, erstens die hohe Anpassungsfähigkeit der Arten und die sichere Beobachtung unbegrenzt fortgehender Variationsrichtungen, wie sie uns die künstliche Züchtung und das Schwinden nutzlos gewordener Theile vor Augen führen — und zweitens die hohe Constanz alter Arten, welche zwar auch immer einen gewissen Grad individueller Variabilität aufweisen, aber ohne dass daraus häufig und nach allen möglichen Richtungen stärkere Abweichungen hervorwüchsen, wie es doch sein müsste, wenn jede von zufällig stärkerer Nahrungsströmung begünstigte Determinante nothwendig und unaufhaltsam in derselben Richtung sich weiter veränderte. Oder sollte die Constanz solcher Arten lediglich durch Personalselektion erhalten werden, welche fort und fort jede über Selektionswerth hinaus sich steigernde Determinante durch Ausmerzung ihres Trägers beseitigt? Ich habe mir lange die Sache so zurechtgelegt, und ich zweifle auch heute nicht, dass Personalselektion in der That die Constanz der Art auf einem gewissen Niveau erhält, aber ich glaube nicht, dass wir damit ausreichen, dass wir vielmehr genöthigt sind, auch eine ausgleichende

Wirkung der Germinalselektion anzuerkennen, und ihr einen Theil der Constanterhaltung einer längst gut angepassten Art zuzuschreiben. Hauptsächlich die Erscheinungen der Variation beim Menschen bestimmen mich zu dieser Annahme, denn wir finden bei ihm Tausenderlei kleine erbliche individuelle Abweichungen, ohne dass doch eine derselben so leicht derart sich steigerte, dass sie Selektionswerth erreichte. Nun verhindert allerdings schon die stets wiederkehrende Reduktionstheilung, dass ein bestimmtes Id, welches eine variirende Determinante enthält, sich durch viele Generationen hindurch forterbt; es werden durch diese steten Abstossungen der Hälfte aller Ide jeden Keimplasmas so zahlreiche Ide immerfort aus dem Stammbaum entfernt, dass nur ein sehr kleiner Theil der Vorfahren-Ide in Enkeln, Urenkeln u. s. w. noch zurückbleibt. Freilich irgend welche Ide der Vorfahren setzen das Keimplasma der Nachfahren doch zusammen, und wenn sämmtliche Determinanten eines solchen Ids im Vorfahren begonnen hätten, nach ab- oder nach aufwärts dauernd zu variiren, so müsste das betreffende Id im Nachfahren sämmtliche Determinanten in gesteigerter Variation enthalten; und wenn die Variation noch so langsam fortschritte, müsste sie doch in irgend einem der Nachfahren Selektionswerth erreichen, also den einmal festzuhaltenden, auf vollkommenster Anpassung beruhenden Arttypus durchbrechen. Der betreffende Nachfahr müsste dann also im Kampf ums Dasein unterliegen. Da nun aber die Zahl der Determinanten des Keimplasmas meist wohl eine viel grössere ist, als die der Nachfahren einer Generation, so müsste sehr bald jeder Nachfahr in irgend einem Charakter ungünstig vom Arttypus abweichen, und es müssten also entweder sämmtliche Nachfahren ausgemerzt werden, oder der Arttypus müsste ins Schwanken kommen. Beides aber ist nicht der Fall, es gibt unzweifelhaft konstante Arten lange Zeiträume hindurch: folglich ist die Voraussetzung falsch, und nicht jede Schwankung einer Determinante muss sich unbegrenzt fortsetzen und steigern.

Ich möchte mir deshalb vorstellen, dass zwar kleine Variationen aller Determinanten nach auf- oder nach abwärts auch bei konstanten Arten unausgesetzt vorkommen, dass aber die meisten von ihnen wieder umkehren, ehe sie eine bedeutendere Steigerung erfahren haben, wenigstens in Keimplasmen aller Arten, welche schon seit Tausenden von Generationen eine bestimmte Gleichgewichtslage festgestellt hat. In einem solchen Keimplasma — oder genauer gesprochen: in dem Id eines solchen Keimplasmas — werden starke Schwankungen

in den Nahrungsströmen überhaupt nicht leicht vorkommen, solange nicht veränderte äussere Bedingungen einwirken, die leichten Schwankungen aber, welche auch hier nicht fehlen werden, mögen oft wechseln, in ihr Gegentheil umschlagen, und so die Aufwärtsbewegung einer Determinante wieder in eine Abwärtsbewegung verwandeln. Jede Determinante muss ja von mehreren anderen umgeben sein, und man kann sich vorstellen, dass bei der vorausgesetzten sehr regelmässigen Nahrungsströmung eine schwache Vergrösserung einer Determinante eine partielle Stauung des Nahrungsstroms zur Folge haben könne, welche dann die Zunahme derselben wieder zurücktreibt. Wie man aber auch sich diese der Beobachtung für immer entzogenen Verhältnisse zurechtlegen will, man wird die Annahme einer Selbstkorrektion des Keimplasmas bis zu einem gewissen Grad nicht für undenkbar oder unphysiologisch halten können.

Aber dieser Selbstregulirung sind Grenzen gesetzt; sobald die Zu- oder Abnahme einer Determinante eine gewisse Höhe erreicht, sobald sie über eine erste leichte Schwankung hinausgekommen ist, dann überwindet sie die ihr entgegenstehenden Hindernisse, und steigert sich in derselben einmal eingeschlagenen Richtung weiter. Das muss auch bei alten und konstanten Arten geschehen können, und zwar häufig genug, um die Erscheinung der allseitigen Anpassungsfähigkeit zu erlauben. Jeder Theil einer Art kann über die gewöhnlichen individuellen Schwankungen hinaus variiren, und da dies nur durch intragerminale Vorgänge möglich ist, so werden wir annehmen müssen, dass auch in solchen in ruhigem Gleichgewicht schon lange verharrenden Keimplasmen gelegentlich stärkere Abweichungen der gewohnten Nahrungsströme, und dadurch auch stärkere Varianten der von ihnen getroffenen Determinanten eintreten. Solche liefern dann das Material für neue Anpassungen, wenn sie zweckmässig sein sollten, oder sie werden entfernt, zufällig bei der Reduktionstheilung, oder durch Personalselektion, falls neue Anpassungen nicht erforderlich sind.

Am leichtesten aber muss das altererbte Gleichgewicht des Keimplasmas gestört werden, wenn die Art unter neue Existenzbedingungen geräth, wenn also z. B. Thiere oder Pflanzen domestizirt werden, und wenn in Folge dessen — wie wir oben schon annahmen — die Ernährungsströme im Innern des Ides sich nach und nach ändern, quantitativ und qualitativ, und nun schon allein dadurch gewisse Determinanten-Arten bevorzugt, andere benachtheiligt werden. So entsteht

dann die seit DARWIN bekannte »erhöhte allgemeine Variabilität« domestizirter Thiere und kultivirter Pflanzen. Ähnliches wird aber auch im Naturzustand geschehen können, wenn auch langsamer, falls die Art unter andere klimatische Bedingungen geräth, wovon später noch eingehend die Rede sein soll.

So sind wir also zu der Vorstellung gelangt, dass zwar allerdings leise Schwankungen der Determinanten, seien sie nach aufwärts oder nach abwärts gerichtet, wieder ausgeglichen werden können und bei »konstanten« Arten auch vielfach sich wirklich ausgleichen, dass aber stärkere Varianten, wenn sie durch stärkere Ernährungsschwankungen einmal entstanden sind, gewissermassen unbegrenzt weitergehen, und dann lediglich durch Personalselektion noch eingeschränkt und beherrscht werden können, d. h. durch Entfernung der betreffenden Ide aus dem genealogischen Stammbaum.

Nach einer Seite hin kann die Variation nachweislich unbeschränkt weitergehen, nämlich nach abwärts, das beweist uns die Thatsache des Schwindens nutzloser Theile, denn hier begegnen wir einer bis zum äussersten Extrem fortgesetzten Variationsrichtung, welche von Personalselektion völlig unabhängig ist, sie wird nur von Personalselektion nicht unterbrochen, und ist ganz sich selbst überlassen. Bedeutungsvoll ist dabei der Umstand, dass das Schwinden der einzelnen Theile eines grösseren Organs nach Allem, was man bisher darüber erfahren hat, sehr ungleich vorschreitet, so dass man deutlich sieht, wie es bis zu einem gewissen Grad vom Zufall abhängt, ob ein unnützer Theil etwas früher oder etwas später in Rückbildung tritt. So sind bei einem der im Dunkel der Höhlen lebenden Krebse Nordamerikas die Sehsphären und Sehnerven geschwunden, während die Retina des Auges, die Linse und das Pigment noch erhalten blieben, bei Anderen sind umgekehrt die Nervencentren noch erhalten und die Augentheile geschwunden (PACKARD). Variationen der betreffenden Determinanten nach Minus hin treten also bald früher, bald später ein; wenn sie aber erst einmal eingetreten sind, so gehen sie unaufhaltsam weiter, obschon ungeheuer langsam.

Aber auch das Aufwärtsvariiren der Determinanten, wenn es einmal in Gang gekommen ist, geht in vielen Fällen unaufhaltsam weiter und findet seine Grenze erst in dem Eingreifen von Personalselektion, falls das Übermass des betreffenden Organs die Harmonie der Theile des Organismus aufheben würde, oder sonstwie

die Lebensfähigkeit des Individuums in seinem Kampf um die Existenz hindert. Besonders wird dies durch die Erscheinungen der künstlichen Züchtung bewiesen, denn fast alle Theile der Hühner und Tauben sind bis zum Excess verändert worden durch Züchtung, waren also in gewissem Sinn unbegrenzt steigerungsfähig, und doch kann, wie wir gesehen haben, Personalselektion das Voranschreiten einer Variationsrichtung nicht direkt bewirken, vielmehr Nichts thun, als ihr freien Lauf lassen, indem sie die Träger entgegenstehender Variationen von der Nachzucht ausschliesst. Die Bärte der Hühner, die Schwanzfedern der langschwänzigen Haushähne, die langen und die kurzen, geraden und krummen Schnäbel der Tauben, die enorm langen, gesträubten Federn der Perückentaube, die Vermehrung der Schwanzfedern bei der Pfauentaube und unzählige andere Rassen-Charaktere solcher Spielthiere der Züchter beweisen, dass einmal vorhandene, d. h. durch Germinalselektion entstandene Richtungen der Abänderung beliebiger Theile scheinbar unbegrenzt weitergehen, d. h. solange, bis ihre weitere Steigerung die Harmonie der Theile dauernd und unwiderbringlich zerstören würde. Sobald dies droht, verliert die Rasse ihre Lebensfähigkeit, wie denn DARWIN schon anführt, dass manche extrem kleinschnäblige Taubenrassen der Nachhülfe des Züchters bedürfen, um aus dem hartschaligen Ei auskriechen zu können, weil ihr allzu kurzer und weicher Schnabel ihnen nicht mehr gestattet, die Eischale anzuritzen und zu sprengen. Hier ist also schon die Harmonie zwischen der Härte der Eischale und derjenigen des Schnabels der jungen Taube gestört, und die Rasse kann nur künstlich noch am Leben erhalten werden.

Ähnliches wird im Naturzustand auch vorkommen können, und eine Art wird aussterben müssen, falls es eintritt. Aber in den meisten Fällen wird die Selbststeuerung genügen, welche in Personalselektion liegt, um das in masslosem Ansteigen begriffene Organ wieder auf sein richtiges Mass zurückzudämmen. Die Träger solcher excessiv gesteigerter Determinanten unterliegen im Kampf ums Dasein, und damit werden diese selbst aus dem Stammbaum der Art entfernt.

Sobald es nun feststeht, dass Determinanten ihre Variationsrichtung aus inneren, d. h. intragerminalen Gründen so zu sagen unbegrenzt fortsetzen können, so sind wir dadurch dem Verständniss vieler sekundärer Geschlechtscharaktere näher gerückt, deren Ähnlichkeit mit den künstlich hervorgerufenen excessiven Bildungen bei unserem Hausgeflügel ja so auffallend ist. Wir werden auch hier Germinalselektion als die Wurzel der Abänderungen des Gefieders

und anderer Auszeichnungen zu betrachten haben, welche durch intragerminale Steigerung schliesslich zu den prachtvoll gefärbten Hauben, Federbüschen, Kragen, langen oder abgestuften, oder vermehrten und aufrichtbaren Schwanzfedern der Paradiesvögel, Fasanen und Kolibris sich ausbildeten. Unsere Vorstellung von DARWIN's geschlechtlicher Züchtung wird dadurch insofern verändert, als wir nun nicht mehr genöthigt sind, jeden kleinsten Schritt dieser Steigerungs-Prozesse blos auf Auswahl der Männchen durch die Weibchen zu beziehen. Eine Bevorzugung der schöneren Männchen wird immerhin stattfinden, ja sie muss im Allgemeinen stattfinden, da nur durch sie die männlichen Auszeichnungen allgemein werden, d. h. auf alle oder doch die meisten Ide des Keimplasmas übertragen werden können, aber die Steigerung der einzelnen in Variation befindlichen Determinanten geht ganz unabhängig davon in jedem einzelnen Id weiter.

Da nicht ein einzelnes Id mit seiner in Variation aufsteigenden Determinante a das Organ A bestimmt, sondern da es dazu stets einer Majorität der Ide a bedarf, so wird eine solche hier ganz wie bei gewöhnlicher Naturzüchtung durch Personalselektion geschaffen werden müssen. Wenn die schönsten Männchen siegen, so wird dadurch eine Majorität abgeänderter Ide a' auf einen Theil der Nachkommen vererbt, und je öfter dies geschieht, um so grösser wird diese Majorität, und um so mehr nimmt die Gefahr ab, dass dieselbe sich durch Reduktionstheilung und Amphimixis wieder zerstreue. Personalselektion ist also keineswegs durch Germinalselektion überflüssig gemacht, nur erzeugt sie nicht die Steigerung der Auszeichnungen, sondern bewirkt hauptsächlich nur ihre Befestigung im Keimplasma; sie sammelt gewissermassen nur die günstig variirenden Ide, und wo es sich um verwickelte Abänderungen handelt, die von dem richtigen Variiren vieler Determinanten abhängen, so kombinirt sie dieselben auch. Wie sehr gerade bei sekundären Sexual-Charakteren Personalselektion eingreifen kann, sehen wir deutlich an den bescheiden gefärbten Weibchen jener glänzenden Männchen, bei welchen Naturzüchtung im Sinne der Beibehaltung ihrer altererbten Schutzfärbung thätig gewesen ist.

Wenn aber die Frage aufgeworfen wird, wie denn die erste Majorität gleichsinnig variirender Determinanten in einem Keimplasma zu Stande komme, so gibt es da zwei Möglichkeiten: einmal durch Zufall, und zweitens durch Einflüsse, welche bestimmte Determinanten aller Ide in nahezu der gleichen Weise verändern. Fälle letzterer Art werden wir in den Klimavarietäten später noch

kennen lernen; die Fälle der ersteren Art aber sind die bedeutsamsten, denn sie bilden die Grundlage und den Ausgangspunkt für die Selektionsprozesse höherer Ordnung, für Personalselektion. Es könnte bedenklich erscheinen, dass so wichtige Vorgänge in letzter Instanz auf dem Zufall beruhen sollen; wenn man aber erwägt, dass es nur zwei Richtungen des Variirens gibt, nämlich nach der Plus- und nach der Minus-Richtung, so erkennt man, dass die Aussicht auf eine Majorität nach der einen oder der anderen Richtung weit grösser ist, als ein völliges Gleichgewicht der beiden Richtungen, dass also die Aussicht, dass in zahlreichen Individuen der Art entweder die Aufwärts- oder die Abwärtsbewegung einer Determinante *A* überwiegt, eine sehr grosse ist.

Da nun solche Variationsbewegungen, wenn sie eine gewisse Stärke besitzen, sich von selbst weiter steigern, so sehen wir wohl ein, wie sie allmälig auch die Stärke erreichen müssen, in welcher sie Selektionswerth erlangen, und wie nun durch Personalselektion die Ide mit den günstig variirenden Determinanten gesammelt werden können.

Wann freilich eine Variation biologische Bedeutung, d. h. Selektionswerth erreicht, lässt sich im einzelnen Fall meist nicht genauer bestimmen, wir können nur allgemein sagen, dass, sobald sie ihn erreicht, Personalselektion in positivem oder negativem Sinn eingreifen muss; eine schädliche Abänderung führt zum Untergang ihrer Träger, eine nützliche erhöht die Aussicht auf ihr Überleben.

Nun muss es aber für jede Variation eine Entwicklungsstufe geben, auf welcher sie noch keine entscheidende biologische Bedeutung hat, und diese Stufe braucht keineswegs so unscheinbar zu sein, dass wir sie gar nicht oder kaum bemerken könnten, mit anderen Worten: es gibt durch Germinalselektion entstandene Charaktere von rein »morphologischer Bedeutung«.

Man hat oft gestritten, ob es überhaupt für die Existenz gleichgültige, sog. »rein morphologische Charaktere« gäbe. Die Frage war wichtig bisher, weil der Wirkungskreis, und also auch die Bedeutung der DARWIN-WALLACE'schen Selektion, der Personalselektion von ihrer Beantwortung abhängt, denn diese Selektion beginnt erst mit dem biologischen Werth eines Charakters. Sobald wir aber Germinalselektion mit in Betracht ziehen, verliert sie an Bedeutung, weil wir nun wissen, dass jede Variation im Beginn gleichgültig ist, jede aber auch unter günstigen Umständen bis zu dem Punkt gesteigert werden kann, in dem sie biologischen Werth erlangt, in dem also Personalselektion ihre Weiterführung übernimmt, sei es

nun in positivem oder in negativem Sinn. Wir könnten deshalb jetzt diesen Streit ruhen lassen; da indessen Germinalselektion noch weit von allgemeiner Anerkennung entfernt zu sein scheint, so sei nochmals daran erinnert, wie wenig wir im Stande sind, sicher über die biologische Bedeutung eines Merkmals zu urtheilen, und wie viel Mühe und eingehende Untersuchung es gekostet hat, doch wenigstens über einige derselben eine Anschauung zu gewinnen. Unzählige Merkmale scheinen gleichgültig und sind dennoch Anpassungen. DARWIN hat schon zur Vorsicht nach dieser Richtung gemahnt und auf das Beispiel der thierischen Färbungen hingewiesen, denen man so lange keine Aufmerksamkeit zugewandt hatte, weil man sie für bedeutungslos hielt. Und wie zahlreiche und verschiedenartige Charaktere bei Thieren und Pflanzen, die ebenfalls für »rein morphologisch« galten, haben sich durch genauere Beobachtung als biologisch recht wichtig erwiesen. Ich erinnere nur an die Gestalt und Stellung, an Behaarung, Farbe und Politur der Blumen, und ihre Beziehung zur Kreuzbefruchtung durch Insekten, oder an die Dicke und Gestalt der Blätter tropischer Bäume mit ihrem Wachsüberzug und ihren dachrinnen-ähnlichen Schnäbeln zum Ablauf des in furchtbaren Güssen herabstürzenden tropischen Regens (HABERLANDT, SCHIMPER), oder an das schlaffe, senkrechte Herabhängen der Büschel von jungen noch zarten Blättern solcher Bäume, das ebenfalls Schutz vor Zerschmetterung und Zerreissung durch den Regen bedeutet.

Aber es gibt zweifellos eine Menge von Charakteren, die unter der Schwelle von Gut und Schlecht stehen, und die deshalb nicht von Personalselektion beeinflusst werden, es ist nur schwer oder vielfach unmöglich, sie mit Sicherheit zu bezeichnen. Die Form der menschlichen Nase, des menschlichen Ohrs, die Farbe der Haare und der Iris mögen solche indifferente Merkmale sein, deren Unterschiede lediglich auf Germinalselektion zu beziehen sind. Dagegen würde ich mich nicht getrauen, die bunten Farben und verwickelten Zeichnungen auf den Flügeln der heutigen Schmetterlinge immer und in allen Fällen für bedeutungslos zu erklären, in denen wir sie in ihren Einzelheiten weder als Schutzfärbung auffassen können, noch als Widrigkeitszeichen oder als mimetische Färbung. Die meist sehr genaue Übereinstimmung der Färbungs-Muster bei den Individuen jeder Art deuten auf das Eingreifen von Personalselektion irgend einer Art, denn wie sollte sonst eine so grosse Majorität gleichsinnig abgeänderter Ide im Keimplasma sich haben ausbilden können, wie es doch diese Constanz des Merkmals andeutet?

Allerdings wissen wir, dass gerade die Farben der Schmetterlinge durch äussere, besonders klimatische Einflüsse verändert werden können, aber daraus könnten wohl einfache Umfärbungen sich erklären, nicht aber die Entstehung so komplizirter Farbenmuster, wie wir sie thatsächlich vorfinden. Ich glaube deshalb mit DARWIN, dass hier sexuelle Züchtung vielfach mitgewirkt hat, indem sie durch eine noch so schwache Bevorzugung der von spontaner Germinalselektion hervorgerufenen Abänderungen bewirkte, dass die einmal vorhandene Majorität abgeänderter Ide sich nicht wieder zerstreute, sondern immer mehr sammelte, und so der Steigerung des neuen Charakters durch die intragerminalen Vorgänge freien Spielraum schaffte. Auf diese Weise wird nicht nur das glänzende Blau unserer »Bläulinge« und der grossen Morphiden Südamerikas entstanden sein, sondern auch viele der farbigen Flecken, Striche, Bänder, Augen und sonstigen Elemente, welche sich nach und nach im Laufe der Zeiten zu den verwickelten Farbenmustern vieler unserer heutigen Tagfalter zusammensetzten. Wer daran zweifelt, den möchte ich wieder an die Thatsache erinnern, welche so zweifellos die Mitwirkung von Personalauslese bei diesen Färbungen bestätigt, ich meine die unscheinbare Färbung der Weibchen bei so vielen dieser brillanten Männchen, denen dann wieder andere Arten gegenüberstehen, bei welchen beide Geschlechter gleich brillant gefärbt sind, so dass es also unmöglich blos spontane Germinalselektion sein kann, welche etwa die Weibchen bestimmte, gemäss ihrer Weiblichkeit anders zu variiren als die Männchen.

Wenn ich aber auch glaube, dass besonders sexuelle Auswahl vielfach bei der Färbung der Schmetterlinge mit eingegriffen hat, so bleibt doch die Grundlage aller dieser Farbenänderungen immer und überall Germinalselektion, und wir werden später noch sehen, in welcher Weise durch das Zusammenwirken von klimatischen Einflüssen mit Germinalselektion vielseitige und gewissermassen plötzlich auftretende Umgestaltungen der Zeichnung denkbar erscheinen.

Sicherlich gibt es bedeutungslose Abänderungen der Schmetterlingszeichnung, die rein auf dem inneren Kräftespiel des Determinantensystems beruhen, und dahin dürften wohl viele jener »variabeln« Arten gehören, deren Schwankungen lediglich Schwankungen der Zeichnung sind, wie sie den Systematikern schon so viele Schmerzen bereitet haben. Wirklich bedeutungslose Abänderungen werden eben schwer oder nie zu einer konstanten Form zusammenschmelzen, und gerade der Umstand, dass es solche hochgradig »variable« Arten gibt, lässt auf die Bedeutungslosigkeit ihrer Variationen zurückschliessen,

denn besässen diese irgend welchen biologischen Werth, so müssten die minder werthvollen allmälig durch Auslese entfernt werden. Vielleicht dürften die variabeln Arten gewisser Spinner, wie Arctia caja und besonders Arctia plantaginis, der kleine »Bär« der Alpen und Mittelgebirge, dahin zu rechnen sein. Gerade eben daraus aber, dass es solche schwankende Schmetterlingszeichnungen gibt, scheint mir geschlossen werden zu müssen, dass Arten, welche eine hohe Constanz der Zeichnung besitzen, durch einen Ausleseprozess beeinflusst worden sind, oder aber durch klimatische Einflüsse, welche das Kräftespiel im Determinantensystem bei allen Individuen in gleicher Weise lenkten. Doch sind alle solche Erwägungen und Schlüsse zwar theoretisch ganz gut und brauchbar, aber schwer und nur mit grosser Vorsicht, und womöglich erst auf Grundlage speziell daraufhin angestellter Untersuchungen, auf den einzelnen Fall anwendbar; denn woher wollten wir wissen, ob eine heute stark variable Art nicht eine geologische Epoche später zu einer recht konstanten geworden sein wird? müssen wir doch annehmen, dass mit vielen Umwandlungen stärkere Merkmals-Schwankungen verbunden sein werden.

XXVI. Vortrag.

Germinalselektion, Fortsetzung.

Meine Herren! Wir haben die Variationen der Determinanten des Keimplasmas, auf welche wir den Vorgang der Germinalselektion aufbauten, bisher nur aus zufälligen, lokalen Schwankungen in der Ernährung hergeleitet, wie sie im einzelnen Id stattfinden müssen, unabhängig von der Ernährung der anderen Ide desselben Keimplasmas. Allein es gibt auch zweifellos Einflüsse, welche in allen Iden ähnliche Veränderungen der Ernährung setzen, von welchen also alle homologen Determinanten, sofern sie überhaupt für die betreffende Ernährungsänderung empfindlich sind, in ähnlicher Weise getroffen werden. Dahin gehören Veränderungen in den äusseren Lebensbedingungen, besonders klimatische. Dann ist es also Germinalselektion allein, welche eine dauernde Majorität von Iden mit gleichsinnig abgeänderten Determinanten schafft, und Personalselektion hat keinen Antheil an der Umwandlung der Art. Schon vor langen Jahren habe ich Versuche mit einem kleinen Waldschmetterling, Pararga Egeria, angestellt, welche ergaben, dass erhöhte Temperatur die Puppen dieses Falters so beeinflusst, dass die Schmetterlinge mit einer anderen tiefer gelben Grundfarbe ausschlüpfen, ähnlich der schon lange bekannten südlichen Varietät Meione. Völlig entscheidend aber waren erst die Versuche an Polyommatus Phlaeas, dem kleinen »Feuerfalter«, wie sie

in den achtziger Jahren beinahe gleichzeitig von MERRIFIELD in England und von mir angestellt wurden. Ich werde sie später genauer besprechen und will hier nur soviel sagen, dass dieser von Lappland bis Sicilien verbreitete Falter in zwei Formen vorkommt, deren südliche sich durch tief schwarze »Bestäubung« der bei der nördlichen Form rein rothgoldenen Flügelflächen auszeichnet. Die Versuche haben nun ergeben, dass die südliche Variation auch künstlich durch Wärme hervorgerufen werden kann, und wir werden dies dahin zu verstehen haben, dass durch direkte Einwirkung höherer Wärmegrade die Qualität der ernährenden Säfte im Keimplasma, und damit zugleich auch die Determinanten einer oder mehrerer Arten von Flügelschuppen gleichsinnig in allen Iden verändert werden, und zwar in einer solchen Weise, dass sie dann zur Entstehung schwarzer, statt früher rothgoldener Schuppen, Veranlassung geben. Es gibt also sicher äussere Einflüsse, welche bestimmte Determinanten in bestimmter Weise verändern. Ich nenne diese Form der Keimesänderung »inducirte« Germinalselektion, und stelle sie der »spontanen« gegenüber, welche ihren Grund eben nicht in extragerminalen Einflüssen hat, sondern in den Zufälligkeiten der intragerminalen Ernährungsverhältnisse, welche deshalb auch nicht leicht in allen Iden eines Keimplasmas zugleich eintreten wird, also nicht die homologen Determinanten aller Ide gleichsinnig verändert.

Auch in ihrem Verhältniss zur Personalselektion müssen die beiderlei Vorgänge sich unterscheiden, denn inducirte Germinalselektion wird solange fortgehen und sich steigern, bis das der Natur des äusseren Einflusses und der betreffenden Determinanten entsprechende Maximum der Veränderung erreicht ist. Da alle Ide gleichsinnig betroffen und verändert werden, so hat also Personalselektion keine Handhabe zum Eingreifen, und die Variation würde sogar dann fortfahren sich zu steigern, wenn sie biologisch nachtheilig sein sollte. Ganz anders bei der spontanen Germinalselektion, welche ihre Wurzel nicht in allen, sondern nur in einer Majorität von Iden hat. Hier kann dieselbe durch Germinalselektion allein nur so lange sich steigern, bis sie einen positiven oder negativen biologischen Werth erhält, d. h. bis sie dem Leben des Individuums nützlich oder schädlich wird; dann greift Personalselektion ein und entscheidet, ob die Steigerung noch weitergehen darf oder nicht; spontane Germinalselektion kann also nur dann zur allgemeinen Abänderung einer ganzen Art führen, wenn irgend ein äusseres Moment — in erster Linie die Nützlichkeit der Variation hinzukommt.

Das heisst indessen nicht, dass indifferente Abänderungen grösseren Betrages aus spontaner Germinalselektion nicht hervorgehen könnten — sie werden aber dann auf eine geringe Zahl von Individuen beschränkt bleiben, und früher oder später wieder verschwinden. Die angeborenen Missbildungen des Menschen dürften zum Theil unter diesen Gesichtspunkt fallen. Wenn z. B. gewisse Determinanten durch besonders günstige lokale Ernährungsverhältnisse längere Zeit hindurch in aufsteigender Variation erhalten bleiben, so werden dieselben so stark wachsen, dass der Theil, den sie bestimmen, übermässig, vielleicht doppelt auftritt. Die erbliche Polydaktylie beim Menschen findet vielleicht darin ihre prinzipielle Erklärung, wie ich sie denn schon vor Aufstellung einer Germinalselektion auf rascheres Wachsthum und Verdoppelung der betreffenden Determinanten des Keims bezogen habe, in Übereinstimmung mit dem Pathologen Ernst Ziegler, der sie bereits als Keimesvariation bezeichnet und im Gegensatz zu Andern nicht in atavistischem Sinne als Rückschlag auf unbekannte sechsfingerige Ahnen gedeutet hatte. Alle excessiven oder defektiven erblichen Missbildungen werden nur auf Germinalselektion bezogen werden dürfen, d. h. auf lange anhaltende progressive oder regressive Variation bestimmter Determinanten-Gruppen in einer Mehrzahl von Iden.

Wenn wir nun sehen, dass, soweit die Erfahrung reicht, überzählige Finger niemals über fünf Generationen hinaus vererbt werden, so erklärt sich dies einfach dadurch, dass hier kein Grund zum Eingreifen von Personalselektion vorlag, weder in negativem Sinn, denn die Sechsfingerigkeit bedroht nicht das Leben, noch in positivem, denn sie fördert es auch nicht. Die Missbildung beruht auf spontaner Keimesvariation, welche in einer Mehrzahl von Iden eingetreten sein muss, sonst würde sie nicht manifest geworden sein. Aber eine solche Majorität »polydaktyler« Ide kann sich in jedem neuen Nachkommen wieder zerstreuen und in Minoritäten verwandeln, die sich dann nicht mehr sichtbar geltend machen können, je nach den Zufällen der Reduktionstheilung und der Beimischung normaler Ide durch Amphimixis. Eine polydaktyle Menschenrasse würde erst dann entstehen, wenn Zuchtwahl dazu käme; dann aber würde es ohne Zweifel ebensogut gelingen, eine sechsfingerige Menschenrasse zu züchten, wie es gelungen ist, die krummbeinigen »Ancon-Schafe« von einem einzigen, in dieser Weise missbildeten Widder zu züchten. Ohne allmälige Beseitigung der Keime mit normalen Iden, also ohne Eingreifen von Personalselektion gelangen aber solche spontane Missbildungen, wie

überhaupt alle spontanen Variationen nicht zu dauernder Herrschaft.

So wird es häufig auch in der freien Natur sein, aber es soll später in dem Abschnitt über Artbildung noch untersucht werden, ob nicht etwa doch äussere Umstände (Inzucht) eintreten können, die es gestatten, dass spontane Variationen zu konstanten Rassen-Merkmalen werden, obgleich sie diesseits von Gut und Schlecht bleiben, also von Personalselektion nicht beeinflusst werden.

Im Allgemeinen aber wird Amphigonie mit ihrer Reduktion der Ide und der stets wieder erneuten Mischung mit fremden Iden das Correktiv bilden gegen die Ausschreitungen, welche sonst von den Selektionsvorgängen im Innern des Keimplasmas ausgehen, und schliesslich zu excessiven Bildungen, zu einer völligen Störung der Harmonie der Theile, und zuletzt zum Untergang der Art führen müssten.

Dennoch wird EMERY im Rechte sein, wenn er die Möglichkeit eines »Konfliktes zwischen Germinal- und Personalselektion« ins Auge fasste. Es ist sehr wohl denkbar, dass gerade bei nützlichen Abänderungen, also bei Anpassungen, die Selektionsprozesse des Keimplasmas zu excessiven Bildungen führen können, sowie dass Personalselektion sie dann nicht mehr bewältigen kann, weil sie eben durch ihre frühere Nützlichkeit sich im Laufe der Generations- und Arten-Folgen nicht nur in einer Majorität von Iden eingenistet haben, sondern in beinahe allen Iden sämmtlicher Keimplasmen der Art. Dann ist eine Umkehr nur schwer und langsam noch denkbar, denn die Sammlung von Iden mit relativ schwächeren Determinanten kann nur langsam gelingen, und es fragt sich, ob der Art dazu die Zeit gegönnt ist. Aber auch abgesehen von der Zeit wird ein solches Zurückschrauben einer excessiven Bildung zuweilen überhaupt nicht stattfinden können, einfach deshalb, weil sich für Personalselektion keine Handhabe mehr zum Eingreifen bietet.

DÖDERLEIN hat schon früher darauf hingewiesen, wie manche Charaktere durch ganze Reihen paläontologischer Arten hindurch sich steigern, bis sie schliesslich zu derartiger Übermässigkeit heranwachsen, dass sie den Untergang der Art veranlassen, so z. B. das Geweih der Hirsche oder die säbelförmigen Zähne gewisser Katzen der Diluvialzeit. Ich werde darauf noch bei Gelegenheit des Aussterbens der Arten genauer zu sprechen kommen, hier sei nur gesagt, dass solche lange anhaltende Steigerungen in derselben Richtung wohl niemals allein auf Germinalselektion zu beziehen sind, da es

kaum denkbar ist, dass eine, oder gar eine ganze Reihe von Arten mit schädlichen Charakteren entstünden; sie müssten ja schon während ihrer Entstehung dem Untergang verfallen. Wenn wir also z. B. den Torfhirsch mit seinem enormen Geweih von 18 Fuss Spannweite auch schwer belastet sehen, so dürfen wir daraus doch schwerlich schliessen, dass diese Grösse und Schwere der Last auf seinem Kopf ihm von vornherein verderblich war — denn dann hätte sich die Art überhaupt nicht bilden können, wohl aber mag es sein, dass zu irgend einer Zeit die Lebensbedingungen der Art sich derart änderten, dass nun das schwere Geweih verhängnissvoll wurde. In diesem Fall würde dann in der That die einmal dominirende Variationsrichtung in allen Iden durch Personen-Auslese nicht mehr genügend zurückgestaut werden können, weil die Variation in umgekehrter Richtung viel zu schwache Ausschläge gäbe, um Selektionswerth zu erreichen. Plötzliche oder doch rasch eintretende Veränderungen der Lebensbedingungen, wie sie etwa das Einbrechen eines neuen mächtigen Feindes sind, schliessen überhaupt eine Anpassung durch die so langsam arbeitende Personal-Selektion aus.

Wenn wir also genauer zusehen, so ist es nicht eigentlich Germinal-Selektion selbst, welche in solchen Fällen einer Art den Untergang bereitet, indem sie excessive Bildungen noch immer steigert, sondern das Unvermögen der Personalselektion, rascheren Wendungen der Lebensbedingungen zu folgen, und excessive Bildungen in kurzer Zeit um ein Beträchtliches herabzusetzen. In langsamem Tempo wäre dies zu jeder Zeit möglich, denn niemals können die Determinanten E des excessiven Organs in allen Iden gleich stark sein, sie schwanken immer um eine Mittlere herum, mag diese Mittlere auch noch so hoch sein. Es muss also auch da noch möglich sein, dass durch Reduktionstheilung und Amphimixis sich Majoritäten von Iden bilden mit schwächeren E-Determinanten, und künstliche Züchtung, welcher unbegrenzte Zeit gegönnt wäre, müsste im Stande sein, durch konsequente Auswahl der Individuen z. B. mit schwächerem Geweih eine abwärts gerichtete Variationsbewegung hervorzurufen. Es gibt keine wirklich unaufhaltsame Variationsbewegung; jede Richtung kann umkehren, aber freilich muss ihr die Zeit und die Handhabe dazu gegönnt sein. Daran fehlte es in diesem Fall, denn es würde den Torfhirsch nicht gerettet haben, wenn sein Geweih auch auf einmal um zwei Fuss kürzer geworden wäre, und so grosse Ausschläge gibt Germinalselektion schwerlich jemals.

Ähnlich den erblichen Missbildungen und besonders interessant für die Vorgänge im Innern des Keimplasmas sind die Spielvariationen, Abänderungen grösseren Betrags, welche ohne dass wir einen bestimmten äusseren Grund dafür angeben können, plötzlich in die Erscheinung treten. Ich habe sie schon in meiner »Keimplasma-Theorie« ausführlich erörtert und gezeigt, wie einfach sich die scheinbar launenhaften Vererbungserscheinungen bei ihnen im Prinzip verstehen lassen vom Boden der Keimplasma-Theorie aus.

Je nachdem die Abänderung gewisser Determinanten nur in einer knappen Majorität von Iden ihren Grund hat, oder aber in einer grossen, wird die Aussicht auf Vererbung der sprungweise auftretenden Abänderung kleiner oder grösser sein, denn je mehr Ide abgeändert sind, um so mehr steigt die Aussicht, dass auch nach Ablauf von Reduktionstheilung und Amphimixis diese Majoritäten erhalten bleiben, d. h. dass die Samen der Pflanze wieder die Variation geben und nicht auf die Stammform zurückschlagen. Obgleich gerade in der Erklärung dieser Verhältnisse wohl eine der befriedigendsten Leistungen der Id-Theorie liegt, so will ich doch hier nicht näher darauf eintreten, sondern auf die Ausführungen in meinem 1894 erschienenen Buch verweisen, die ich auch heute noch für zutreffend halte. Ich hatte damals den Gedanken der Germinalselektion noch nicht gefasst, aber die Erklärung, welche dort vom Zustandekommen solcher Spielvariationen gegeben wurde, fusste doch schon auf der Annahme von Nahrungsschwankungen im Keimplasma, durch welche gewisse Determinanten verändert werden. Es fehlte aber noch die Erkenntniss, dass die einmal eingeschlagene Variationsrichtung bis zum Eintreten von Widerständen beibehalten werden muss, sowie dass die Determinanten in Ernährungs-Correlation stehen, dass Veränderungen der einen Determinante auch die Nachbar-Determinanten in Mitleidenschaft ziehen werden, wie ich dies nachher im Genaueren noch auseinandersetzen werde. Dort ist auch bereits gezeigt und an Beispielen belegt, dass solche Spielvarietäten zwar wohl plötzlich, »sprungweise« in die Erscheinung treten, dass sie aber von langer Hand her durch intime Vorgänge im Keimplasma vorbereitet sind. Dieses »unsichtbare Vorspiel« der Variation beruht eben auf Germinalselektion. Wenn eine wild wachsende Pflanze in Gartenland gesät wird, so braucht sie nicht gleich abzuändern, es folgen einige oder viele Generationen aufeinander, die keine Spielvariationen aufweisen, aber dann treten plötzlich einmal solche auf, zuerst einzeln, dann vielleicht auch in grösserer Anzahl. Doch ist das Letztere keineswegs immer der

Fall, sondern manche unserer Varietäten von Gartenblumen sind nur einmal so entstanden, und dann durch Samen vermehrt worden; denn solche sprungweise auftretenden Spielvariationen sind bei Pflanzen, die aus Samen gezogen wurden, meist samenbeständig, und pflanzen sich, mit eigenem Pollen befruchtet, rein fort, ein Beweis, dass die gleichen Veränderungen der betreffenden Determinanten in einer bedeutenden Majorität von Iden eingetreten sein müssen.

Bei Thieren kommen, wie es scheint, solche sprungweise Abänderungen viel seltener vor als bei Pflanzen; das von DARWIN schon genauer besprochene Beispiel des »schwarz-schultrigen Pfaues«, der plötzlich einmal auf einem Hühnerhof auftrat, gehört hierher. Viel zahlreicher aber sind die Beispiele bei Pflanzen und besonders bei solchen Pflanzen, welche sich in Kultur befinden. Das deutet darauf hin, dass es sich hier um den Einfluss äusserer Bedingungen handelt, um Ernährungseinflüsse, welche auf gewisse Determinanten langsam verändernd einwirken, theils fördernd, theils hemmend. Sobald dann in einer Pflanze eine Majorität von derart veränderten Iden in einen Samen zu liegen kommt, springt daraus plötzlich und scheinbar unvermittelt eine Spielvariation hervor, eine Pflanze mit anders gefärbten oder geformten Blumenblättern, Laubblättern, mit gefüllten Blumen, mit verkümmerten Staubgefässen oder sonstigen neuen Abzeichen, und diese neuen Charaktere erhalten sich bei Fortpflanzung der Varietät unter sich.

Es kommt aber, wenn auch seltener, vor, dass nicht die ganze Pflanze, sondern blos einzelne Sprosse die Spielvariation aufweisen. Dahin gehören die »Knospenvariationen« unserer Waldbäume, die Blutbuchen, Bluteichen, Bluthaselsträucher, dann die mancherlei schlitzblätterigen Varietäten der Eiche, Buche, des Ahorn, der Birke und die »Trauerbäume«; aber auch die zahlreichen Varietäten der Kartoffel, des Pisang und des Zuckerrohrs. Es scheint, dass nur wenige von ihnen sich durch Samen sicher, d. h. ohne Rückschläge auf die Stammform fortpflanzen, doch kommt es z. B. bei der Trauereiche vor, dass nahezu alle Sämlinge wieder sich zur Abart gestalten, aber »in verschiedenem Grade«. Die Angaben über die Vererbbarkeit der Knospenvariationen durch Samen sind wohl nicht alle sicher, und neue Untersuchungen darüber wären erwünscht, die Thatsache aber, dass sie sich in gar manchen Fällen unzweifelhaft nicht blos durch Ableger und Pfropfreiser, sondern auch durch Samen fortpflanzen lassen, ist für uns hier das Wichtigste, denn es

beweist uns, dass auch hier eine Überzahl von Iden die veränderten Determinanten enthalten muss. Da es nur ein einzelner Spross ist, der hier die Sprung-Variante hervorbringt, so muss also allein das Keimplasma, welches in Zellen dieses einen Sprosses enthalten war, in so zahlreichen Iden abgeändert haben, dass die Abänderung auftrat. Dass sie aber auch hier nicht in allen, häufig sogar nur in einer kleinen Majorität von Iden eintritt, geht aus den häufigen Rückschlägen der Knospen-Varietät auf die Stammart hervor. Ich habe schon früher einen solchen Fall von einer mir von Professor STRASBURGER im botanischen Garten in Bonn gezeigten Hainbuche mit tiefeingeschnittenen »Eichenblättern« berichtet, an der ein Ast ganz normale Hainbuchenblätter trug. In meinem Garten steht ein Eichenbusch der »farnblättrigen« Varietät, an deren Ästen einzelne Blätter die gewöhnliche Form besitzen; panaschirte Ahornbäume mit fast weissen Blättern schlagen oft in einzelnen Ästen auf die frisch grüne Blätterart der Stammform zurück. Man sieht daraus, dass, was von Manchen so energisch bezweifelt wird, in Wahrheit doch vorkommen muss, nämlich erbungleiche Kerntheilung, denn sonst bliebe es unerklärlich, wie die Ide der Abart, wenn sie einmal in dem Baum die Majorität besitzen, in einem einzelnen Ast sich in eine Majorität der Stamm-Ide verwandeln können. Nur ungleiche Kerntheilung, in der Art einer Reduktionstheilung kann die Ursache davon sein. Freilich ist das nur eine ungleiche Vertheilung der Ide auf die beiden Tochterkerne, nicht eine Spaltung der einzelnen Ide in erbungleichem Sinn.

Dass Knospenvariationen in freier Natur sich selbst überlassen jemals zu dauernden Abarten werden sollten, ist wohl eben wegen ihrer Samen-Unbeständigkeit kaum anzunehmen, auch ist es unwahrscheinlich, dass eine solche Variation, wie die Blutbuche, Traueresche u. s. w. im Kampf ums Dasein den alten Arten gewachsen sein würden, gewiss aber steht der Annahme Nichts im Wege, dass unter Umständen sprungweise Variationen, wenn sie von den Keimzellen ausgehen, zu dauernden Abänderungen der Art und zu Artspaltungen führen können. Zunächst wird dies geschehen können, wenn die Abänderungen unter der Grenze von Gut und Schlecht bleiben, also die Existenz der Art zwar nicht verbessern, aber auch nicht verschlechtern. Wir werden in einem der nächsten Kapitel über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung sprechen, und es wird sich dabei zeigen, dass unter gewissen Verhältnissen auch gleichgültige Abänderungen erhalten bleiben können, und dass sprungweise Variation z. B. an der Bildung von Landschnecken-Arten oder

Schmetterlings-Arten einen wesentlichen Antheil sehr wohl gehabt haben kann.

Noch bedeutender möchte ich den Antheil der aus Germinalselektion hervorgehenden sprungweisen Variation bei der Entstehung von sekundären Geschlechtscharakteren anschlagen. Sobald überhaupt Personalselektion, sei sie sexuelle oder gewöhnliche eine sprungweise entstandene Abänderung als in irgend einem Sinne nützlich bevorzugt, so wird sie sich nicht nur erhalten und zum Charakter einer Abart werden, sondern sich auch steigern können, es fragt sich nur ob solche plötzliche Veränderungen häufig nützlicher Art sind, besonders dann, wenn sie nicht blos einzelne Charaktere, sondern eine ganze Combination von solchen betrifft. Wenn wir nach den Spiel-Variationen der Blumen und Blätter der Pflanzen urtheilen dürfen, so werden für die Erhaltung der Art als Ganzes nützliche Umgestaltungen auf plötzliche Weise nur selten, d. h. nur in wenigen unter sehr zahlreichen Spielformen vorkommen, viel eher noch gleichgültige, wenn auch recht sichtbare und oft sogar auffallende Veränderungen.

Aus diesem Grund bin ich geneigt, der sprungweisen Abänderung einen grossen Antheil an den Sexual-Abzeichen einzuräumen. Aus der sprungweisen Abänderung bei Blumen, Früchten, Blättern wissen wir, dass dieselben schon bei ihrem ersten Erscheinen auffällig genug sein können, und so liegt es nahe, in ihnen den ersten Anfang vieler der schmückenden Auszeichnungen zu sehen, welche bei den Männchen so vieler Thiere, besonders bei Vögeln und Schmetterlingen sich vorfinden. Sobald Variationen grösseren Betrags, im Keimplasma durch Germinalselektion langsam vorbereitet, plötzlich in die Erscheinung springen können, so wird dann wieder einer der Einwände gegen die sexuelle Selektion beseitigt, denn auffällige Variationen müssen für das Eingreifen dieser Art von Auslese wohl gefordert werden, da sie doch die Aufmerksamkeit der Weibchen erregen müssen, falls sie bevorzugt werden sollen; ohne solche Bevorzugung aber, wenn sie auch keine ganz strenge und unausgesetzte ist, würde eine so lange anhaltende Steigerung der schmückenden Auszeichnungen nicht denkbar sein.

Wie aber die intragerminalen Verschiebungen der Gleichgewichtslage des Determinantensystems die Wurzel der sprungweisen Abänderungen unserer von der Kultur beeinflussten Pflanzen ist, so wird sie auch bei der Rassenbildung unserer domestizirten Thiere wesentlich mitgespielt haben und keineswegs blos die künstliche Züchtung

mit ihrer Veränderung einzelner Charaktere. Bei allen Rassen, bei deren Ausbildung es sich nicht um die Hervorbringung eines bestimmten einzelnen Charakters handelte, wie z. B. bei den spaltnasigen Hunderassen, den Doggen und Möpsen, werden wir die eigenthümliche Veränderung vieler Theile auf Gleichgewichtsverschiebungen im Determinantensystem beziehen dürfen, die zwar nicht plötzlich, wie bei den sprungweisen Abarten, aber wohl allmälig sich steigernd, den sonderbaren Komplex von Charakteren zur Erscheinung bringen. DARWIN bezog solche Umgestaltungen des ganzen Thierbildes von einem abgeänderten, willkürlich gezüchteten Charakter aus auf Correlation, und verstand darunter den sich gegenseitig bedingenden Einfluss der Theile des Thieres aufeinander. Ein solcher besteht ja auch sicherlich, wie wir früher bei Besprechung der Histonalselektion gesehen haben, hier aber handelt es sich eher um eine Correlation der Theilchen des Keimplasmas, um die Wirkung von Germinalselektion, welche angeregt durch künstliche Züchtung einzelner Charaktere, nach und nach eine stärkere Verschiebung im ganzen Determinanten-Gebäude hervorrufen kann.

Bei der Bildung unserer domestizirten Thierrassen muss aber Germinalselektion auch in negativem Sinn, ich meine durch Schwächung und Verkümmerung einzelner Determinanten mitgespielt haben; nur so scheint mir z. B. die Zahmheit unserer Hausthiere, der Hunde, Katzen, Pferde u. s. w. zu verstehen, bei welchen allen die Instinkte der Wildheit, das Flüchten vor dem Menschen, die Geneigtheit zum Beissen, zum feindlichen Angriff überhaupt zum Theil doch geschwunden sind. Es ist allerdings schwer abzuwägen, wie viel hier auf Gewöhnung im Einzelleben zu setzen ist, und man könnte den Elephant als Beweis anführen, dass alle Zahmheit erst im Einzelleben entstünde, denn alle zahmen Elephanten sind wild eingefangen, allein es scheint doch, dass wild eingefangene junge Raubthiere, wie Fuchs, Wolf und Wildkatze, gar nicht zu reden von Löwen und Tigern, doch niemals den Grad der Zahmheit erlangen, den viele der domestizirten Hunde und Katzen aufweisen. Auch spricht die bedeutende Verschiedenheit im Grade der Zahmheit bei unseren Hunden und Katzen schon dafür, dass hier in verschiedenem Grade abgeänderte Instinkte vorliegen.

Wenn dem aber so ist, dann ist der Instinkt der Wildheit, wenn ich mich kurz so ausdrücken darf, verkümmert, und zwar in Folge seiner Überflüssigkeit und durch den Prozess der Germinalselektion, welche die Determinanten der betreffenden Hirnparthien in

die Variationsrichtung nach abwärts eintreten lassen durfte, ohne auf Widerspruch von Seiten der Personalselektion zu stossen.

HERBERT SPENCER hat mir einst die Verkleinerung der Kiefer bei manchen Hunderassen, besonders den Möpsen und anderen Schooshündchen als einen Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften entgegengehalten; diese und ähnliche Fälle von Zurückbildung eines Organs während langer Zeiten der Entwöhnung vom freien Naturleben lassen sich indessen durch fortgesetzte und durch Panmixie geförderte Germinalselektion leicht verstehen. Die Kiefer und Zähne brauchten bei diesen verwöhnten Thieren nicht mehr auf der Höhe des auf die Kraft und Schärfe seiner Zähne angewiesenen Raubthiers gehalten zu werden, und so sanken sie von ihr herab, wurden kleiner und schwächer, konnten aber doch nicht ganz schwinden, und so kam oder kommt noch jetzt der Prozess des Absinkens durch Personalselektion zum Stillstand.

Auch der Unterkiefer des Menschen wird von manchen Autoren für rückgebildet erklärt. COLLINS fand den Unterkiefer des modernen Engländers um $^1/_9$ kleiner, als den der alten Britten und um die Hälfte kleiner, als den des Australiers; FLOWER zeigte, dass wir eine mikrodonte Rasse sind, wie die Egypter, während die Chinesen, Indianer, Malayen und Neger mesodont, die Andamenesen, Melanesier, Australier und Tasmanier makrodont sind. Damit ist freilich noch nicht gesagt, dass bei uns eine Rückbildung der Zähne im Gange ist, was aber aus anderen Thatsachen, z. B. der Variabilität der Weisheitszähne wahrscheinlich wird. Es könnte ja auch nicht überraschen, wenn hier eine abwärts gerichtete Variationsrichtung in Gang gekommen wäre, denn mit der höheren Kultur und der verfeinerten Esskunst sanken die Ansprüche, welche Personalselektion an das Gebiss des Menschen stellen musste, und Germinalselektion musste in diesem Sinne eingreifen.

Wer wüsste nicht, wie die Güte der menschlichen Zähne unter der Kultur gelitten hat, und dies keineswegs blos bei den höheren Ständen, sondern wie AMMON beobachtete, auch bei den Bauern. Die Zeiten sind eben vorbei, wo rohes Fleisch noch ein Leckerbissen war, und wo schlechte Zähne soviel bedeuteten, als schlechte Ernährung, ja geradezu Verhungern. Spielen doch heute noch die Hungersnöthe bei manchen Negerstämmen die Rolle eines furchtbaren, periodisch wiederkehrenden Motivs der Auslese.

Gar manche andere Organe sind beim Menschen durch die Cultur von ihrer früheren Höhe herabgesunken und sinken zum Theil noch

immer weiter. Als ich den Begriff der Panmixie aufstellte und dieselbe zur Erklärung derjenigen Erscheinungen verwandte, welche bis dahin auf Vererbung der Folgen des Nichtgebrauchs bezogen wurden, führte ich auch die Kurzsichtigkeit des civilisirten Menschen unter diesem Gesichtspunkt auf. Meine Ansicht hat damals viel Widerspruch erweckt, besonders auch bei den Augenärzten, welche mit grosser Bestimmtheit die Erscheinung auf Vererbung erworbener Kurzsichtigkeit zurückführen, ja in ihr geradezu einen Beweis für die Vererbung funktioneller Abänderungen sehen wollten.

Aber abgesehen davon, dass eine solche Vererbung jetzt nicht nur als unerwiesen, sondern als widerlegt zu betrachten ist, bietet Panmixie in Verbindung mit den nie stillstehenden Schwankungen innerhalb des Keimplasmas, der Germinalselektion, eine bessere Erklärung, als jene Annahme sie zu geben im Stande wäre. Ich habe damals schon ausgeführt, wie die Existenz des Individuums beim civilisirten Menschen längst nicht mehr von der Vollkommenheit seiner Augen abhängt, wie etwa die eines jagenden oder kriegführenden Indianers, oder wie die eines Raubthiers, oder eines von Raubthieren verfolgten Grasfressers. Auch hängt dies keineswegs blos an der Erfindung der Brillen, sondern zum grösseren Theil daran, dass nicht Jeder mehr Alles treibt, dass somit eine Menge von Erwerbsmöglichkeiten auch dem minder Scharfsichtigen offen stehen, also an der Arbeitstheilung in der menschlichen Gesellschaft. Sobald diese einen solchen Grad erreichte, dass dem Kurzsichtigen die Gründung einer Familie keine grössere Schwierigkeit bereitete, als dem Normalsichtigen, konnte die Kurzsichtigkeit nicht mehr aussterben, und nicht nur durch Vermischung mit Normalsichtigen, sondern auf Grund der nie fehlenden Minus-Schwankungen der betreffenden Keimplasma-Determinanten musste eine abwärts gerichtete Variationsrichtung entstehen und solange anhalten, bis ihr durch Personalselektion eine Grenze gesetzt wurde. Einstweilen sind wir offenbar noch im Prozess des Herabsinkens der Augengüte mitten drin; aber auch der Widerstand gegen denselben ist ununterbrochen in Thätigkeit, indem allzu schlecht sehende Personen doch meist vom selbstständigen Erwerb und der Gründung einer Familie ausgeschlossen sind — freilich, dank unserer missverstandenen Humanität, nicht immer; gibt es doch sogar zweiseitige Blindenheirathen!

Bis jetzt aber ist das Sinken der Augen noch nicht weit vorgeschritten; noch lange nicht alle Familien sind von ihm berührt, und auch in Deutschland, dem Lande der »längsten Schulbank« und

der meisten Brillenträger ist doch die Kurzsichtigkeit meist noch vom Einzelnen erworben, wenn gewiss auch häufig auf der Grundlage einer schwächeren oder stärkeren Anlage dazu. Es ist ein gewöhnlicher Einwurf gegen diese Auffassung, dass Engländer, Franzosen, Italiener einen viel geringeren Prozentsatz der Kurzsichtigkeit aufwiesen, und in der That sieht man in jenen Ländern ungleich weniger Brillenträger. Dennoch beweist dies nicht, dass nicht auch dort ein eben solches Herabsinken der Augengüte eingetreten ist wie bei uns, denn wie sollte man die kleinen ererbten Anfänge davon konstatiren, wenn der Augenverderb des Einzellebens sich nicht dazu summirt, wie er durch das viele Lesen in schlechten Drucken, und das Schreiben mit gesenktem Kopf in Deutschlands Schulen noch immer in so manchen Fällen hervorgerufen wird?

Dass die Erklärung durch Panmixie auf Grundlage von Germinalselektion die richtige ist, sehen wir noch zum Überfluss daran, dass Kurzsichtigkeit auch bei einigen unserer Hausthiere, dem Hund und Pferd als eine häufige Eigenschaft nachgewiesen worden ist. Die Thiere erhalten Schutz und Unterhalt vom Menschen; Überleben und Fortpflanzung hängen nicht mehr von ihrem scharfen Gesicht ab, und so ist auch hier das Auge von seiner ursprünglichen Höhe herabgesunken, ähnlich wie beim Menschen, obwohl hier Lesen und Schreiben nicht mitwirkt.

Eine ganze Reihe ähnlicher schwacher Verschlechterungen einzelner Organe und Organsysteme liessen sich aufzählen, die alle in Folge der langen und hoch gesteigerten Cultur beim Menschen eingetreten sind. Sie alle müssen auf Germinalselektion beruhen, auf allmälig fortschreitender Schwächung der betreffenden Determinanten-Gruppen unter Leitung von Panmixie, d. h. nach dem Wegfall positiver Selektion.

Dahin ist die Verschlechterung der Milchdrüsen und Brüste und die hauptsächlich daraus resultirende Unfähigkeit zum Stillen zu rechnen, eine Variationsrichtung, die in einem Volke auf niederer Culturstufe nicht aufkommen könnte, wie sie denn auch in den niederen Gesellschaftsklassen bei uns noch nicht allgemein geworden ist.

Auch die Muskelschwäche der höheren Stände gehört hierher, und alles Turnen und Sportspielen hilft dagegen Nichts, solange eine relative Schwachheit der Muskulatur kein Hinderniss des Broderwerbs und der Gründung einer Familie ist. Ebensowenig hält die allgemeine Wehrpflicht dieses Absinken der Körperkraft auf. Gewiss kräftigt sie Tausende und Hunderttausende von Einzelnen, aber sie

hindert nicht die Schwächlinge, sich zu vermehren, und damit die Rassen-Verschlechterung fortzupflanzen. Ja, wenn nur Der Kinder erzeugen dürfte, der der Wehrpflicht genügt hat!

Nur im Bauernstand, soweit er noch selbst arbeitet und nicht blos zusehender Besitzer des Bodens ist, kann ein solches Absinken der allgemeinen Muskelkraft keine dauernde Variationsrichtung der betreffenden Keimes-Determinanten werden, weil bei ihm die Körperkraft Bedingung der Familiengründung und -Erhaltung ist — wenigstens im Durchschnitt.

Auch das Absinken in der Festigkeit und Dicke der Knochen bei den höheren Ständen und manches andere Zeichen der Civilisation gehört unter den Gesichtspunkt der Germinalselektion und Panmixie, vielleicht auch die kleineren Hände und Füsse, wie sie zusammen mit grazilerem allgemeinem Knochenbau in den höchsten Ständen der europäischen Völker häufig vorkommen. Verwunderlich wäre es wenigstens nicht, wenn in Familien, die meist unter sich heirathen, und deren materielle Erhaltung durchaus nicht mehr vom Besitz grosser, kräftiger Hände und Füsse, sowie Knochen überhaupt abhängt, sich eine absteigende Variationsrichtung der betreffenden Keimes-Determinanten entwickelt haben sollte, die natürlich nie eine gewisse Grenze überschreiten kann, weil sie dann auch im Culturleben nachtheilig wird. Wie sehr man sich aber hüten muss, grosse Hände und Füsse als direkte Folge schwerer körperlicher Arbeit aufzufassen, zeigt mir eine Bemerkung STRASBURGER's, dem es besonders auffiel, dass sich die Bauern der hohen Tatra (Karpathen) durch kleine Hände und Füsse auszeichneten.

Während aber die Cultur zahlreiche abwärts gerichtete Variationsrichtungen im Keim angeregt hat, ist sie auf der anderen Seite auch die Wurzel zahlreicher erblicher Verbesserungen, aufsteigender Variationsrichtungen. Es ist das ein neues Gebiet, weil man bisher vor die Alternative gestellt war, entweder eine Vererbung erworbener Eigenschaften anzunehmen, und auf Grund derselben die Talente und geistigen Gaben des Culturmenschen auf lange und durch Generationen hindurch fortgesetzte Übung zu beziehen, oder aber eine Steigerung der geistigen Fähigkeiten nur soweit zuzulassen, als sie »Selektionswerth« besitzen, d. h. als sie im Kampf um die Existenz den Ausschlag geben können. Dahin gehört also Klugheit und Findigkeit nach jeglicher Richtung, Muth, Ausdauer, Combinationsvermögen, und Entdeckertalent mit seiner Wurzel, Phantasie und Gedankenreichthum, ferner Thatendrang und Fleiss. Diese geistigen

Eigenschaften mussten sich steigern im Laufe der langen Culturgeschichte der Menschheit allein schon durch den Kampf ums Dasein, aber wie sind die spezifischen Talente für Musik, Malerei, Mathematik u. s. w. zu Stande gekommen? und wie die moralischen Tugenden der civilisirten Menschen vor Allem die Selbstlosigkeit. Denn von allen diesen Geistesanlagen kann man wohl kaum behaupten, dass sie Selektionswerth für den Einzelnen besitzen.

Es ist nicht meine Absicht, im Genaueren auf diese Fragen einzugehen, sie sind zu vielgestaltig und zu bedeutungsvoll für uns, um nur so nebenher abgemacht zu werden; ohnehin habe ich schon vor Jahren an einem Beispiel, dem Musiksinn des Menschen gezeigt, wie ich diese Anlagen auffasse. Ich glaube nicht, dass der Musiksinn erst im Menschen entstanden ist, auch nicht, dass er seit den Zeiten des Urmenschen sich wesentlich gesteigert hat, wohl aber, dass seine Äusserungen, seine Anwendungen im Anschluss an das sich steigernde Seelenleben der hochcivilisirten Völker sich ebenfalls gehoben haben. Er ist gewissermassen ein Instrument, welches wir von unseren thierischen Vorfahren überkommen haben, und auf dem wir um so Höheres zu spielen lernten, je höher unser Geist sich entwickelte; er ist eine »unbeabsichtigte Nebenwirkung« des überaus feinen und hochentwickelten Gehörorgans sammt Hörcentrum, welches unsere thierischen Vorfahren sich im Kampf ums Dasein erworben hatten, und welches bei ihnen eine weit wichtigere Rolle in der Erhaltung des Lebens spielte, als bei uns. Der Musiksinn ist vergleichbar etwa der Hand, die auch schon bei den Affen entwickelt ist, die der Mensch jedoch im heutigen Culturstand nicht blos zu ihrem ursprünglichen Dienst, zum Greifen benutzt, sondern noch zu vielem Anderen, z. B. zum Schreiben oder Klavierspielen. So wenig aber die Hand aus der Nothwendigkeit Klavier zu spielen entstanden ist, so wenig ist das überaus feine Gehör der höheren Thiere zum Musiziren erschaffen, vielmehr zum Erkennen der Feinde, Freunde und Beutestücke bei Nacht und Nebel, im Walde, auf der Heide und aus der Ferne schon.

Mit den übrigen seelischen Spezialanlagen oder Talenten verhält es sich wohl ähnlich. Ich will zwar keineswegs behaupten, dass sie gerade wie der Musiksinn nicht auch im Wettkampf um die Existenz und das Überleben gelegentlich eine Rolle spielen und deshalb sich auch nicht hätten steigern können, aber jedenfalls war diese Steigerung keine kontinuirliche, sondern eine vielfach durchkreuzte, eine solche, die sich immer nur auf kleinere Gruppen von Descen-

denten ausbreiten, und deshalb nur schwer und langsam zur Hebung der psychischen Fähigkeiten eines ganzen Volkes beitragen konnte. In einzelnen Individuen aber und Familien werden auf Grund von Germinalselektion solche Steigerungen sicherlich eintreten müssen, und es scheint mir wahrscheinlich, dass dieselben sich auch nicht immer wieder gänzlich verlieren, wenn es auch so aussieht, sondern dass sie in Id-Minoritäten weitergegeben werden in der Kette der Geschlechter, und nun das Mittelmass des betreffenden Talentes um Etwas emporheben und bei günstigen Umständen auch einmal wieder zur Bildung eines Genies sich vereinigen. Wir wissen ja, wie sehr solche spezifische Talente erblich sind; lassen wir nun die Determinanten z. B. des Musiksinns durch intragerminale Ernährungszufälligkeiten in eine aufsteigende Variationsrichtung gerathen, so wird diese so lange sich fortsetzen, bis ihr von irgend einer Seite Halt geboten wird. Dies kann dadurch geschehen, dass bei der Reduktionstheilung und Amphimixis die hochgesteigerten Musik-Determinanten ganz oder theilweise eliminirt werden, oder doch in die Minorität gerathen. Solange aber dies nicht eintritt, wird sich die aufsteigende Variationsrichtung fortsetzen, und dann kann es zur Geburt eines Mozart oder Beethoven kommen. Personalselektion wird hier weder in positivem, noch in negativem Sinn eingreifen, da hohe Entwicklung des Musiksinns weder förderlich noch hemmend im Kampf ums Dasein wirkt; die Steigerung wird also meist solange fortgehen, bis die grosse Majorität hochentwickelter »Musik-Determinanten«, wie wir sie beim musikalischen Genie voraussetzen müssen, durch ungünstige Reduktionstheilungen der Keimzellen und Verbindung derselben mit den Keimzellen minder musikalischer Gatten diese Majorität herabsetzt, oder schliesslich in eine Minorität verwandelt.

Es stimmt ganz mit diesen Vorstellungen, dass noch niemals grosse Spezial-Talente sich durch mehr als sieben Generationen hin fortgesetzt haben. Aber auch dies ist bisher nur beim Musiktalent beobachtet worden, und die lange Fortsetzung des vererbten Talentes mag hier sehr wohl, wie FRANCIS GALTON in seinen berühmten statistischen Untersuchungen über die Vererbungserscheinungen meint, darauf beruhen, dass musikalische Männer nicht leicht Frauen wählen werden, welche dieses Talentes ganz entbehren. Es würde leicht sein, eine ungemein hoch musikalisch begabte Familiengruppe innerhalb der deutschen Nation emporwachsen zu lassen, wenn man bewirken könnte, dass immer nur hoch musikalisch Begabte sich miteinander verbänden, wenn also Personalselektion sich einmischte.

Auf einem anderen, allgemeineren Gebiete geistiger Begabung liegt ein solcher Fall vor, den GALTON genau mittheilt, in dem drei hochbegabte englische Familien zehn Generationen hindurch nur untereinander heiratheten, und dabei kaum irgend einen Sprössling hervorbrachten, der nicht das Epitheton eines nach irgend einer Richtung ausgezeichneten Mannes verdient hätte.

Natürlich ist ein solches anhaltendes Beharren langer Generationsfolgen auf der einmal erreichten allgemeinen geistigen Höhe leichter möglich, als wenn es sich um die Vererbung und Steigerung eines einzigen spezifischen Talentes handelt, denn im ersteren Falle handelt es sich um ein Gemenge verschiedener hoher Geistesanlagen, von denen nicht immer alle in jedem Individuum zur Entfaltung zu gelangen brauchen, ohne dass deshalb das Individuum schon zur Mittelmässigkeit herabsinkt, wenn ihm nur die Combination der anderen Anlagen bleibt. Bei der Musik dagegen findet das Herabsinken von der erreichten Höhe sofort statt, sobald diese eine, die eigentliche Musikanlage nicht mehr in einer genügend starken Majorität von Determinanten vertreten ist. Übrigens wäre es Täuschung, zu glauben, dass die Begabung eines SEBASTIAN BACH oder BEETHOVEN lediglich auf dem hochentwickelten Musiksinn beruhte; hier wie bei allen grossen Künstlern müssen sich viele hochentwickelte geistige Vermögen mit dem Musiksinn vereint haben; ein Tropf hätte niemals die H moll-Messe oder die Matthäus-Passion geschrieben, auch wenn er das Musikgenie Sebastian Bachs besessen hätte. Gerade darin liegt ein weiterer Grund, warum solche höchstbegabte Genien sich selten oder niemals in zwei aufeinanderfolgenden Generationen in der gleichen Höhe wiederholen; die Combination von Geistesgaben wechselt stets vom Vater auf den Sohn, und kleine Verschiebungen darin können schon die grössten Wirkungen in Bezug auf die Äusserungen des spezifischen Talentes bedingen. Unter Umständen kann die schwache Entwicklung eines einzigen Charakterzugs, z. B. der Thatkraft, oder die übermässige Entwicklung eines anderen, z. B. der Unentschlossenheit oder Zerfahrenheit die vorhandene günstige Combination vieler anderen Geistesvermögen, also in diesem Falle etwa des Musiksinnes, der Erfindungsgabe, Gemüthstiefe u. s. w. dermassen lahm legen, dass keine nennenswerthen Leistungen zu Stande kommen. Da nun, wie wir früher gesehen haben, die verschiedenen Geistes-Vermögen der Eltern sich gewissermassen einzeln vererben, d. h. in den mannichfaltigsten Combinationen in den Kindern auftreten können, so müssen wir uns eher darüber wundern, dass hervorragende

Begabung nach einer spezifischen Richtung hin, sich doch unter Umständen durch zwei und ein halbes Jahrhundert in einer Familie erhalten kann, als dass wir erstaunt sein dürften, dass dies nur selten beobachtet wurde. Denn Reduktionstheilung kombinirt die vorhandenen Geisteskräfte immer wieder neu, und Amphimixis bringt fremde Geisteskräfte hinzu.

So wird also Germinalselektion, d. h. freie spontane, aber bestimmt gerichtete Variation einzelner Determinanten-Gruppen die Wurzel jener auffallenden individuellen Eigenthümlichkeiten sein, welche wir spezifische Talente nennen; sie wird aber nur selten und nur in einzelnen Individuen den höchsten Grad erreichen, weil diese Talente durch Personalselektion nicht begünstigt werden, und daher die excessiv hoch getriebenen Determinanten, auf welchen sie beruhen, sich im Laufe der Generationen bald wieder zerstreuen, zu schwächeren Majoritäten herabsinken oder gar zu Minoritäten, wo sie dann als sichtbare Geisteskräfte ganz untertauchen.

Wir erschlossen den Vorgang der Germinalselektion auf Grund der Annahme, dass die Ernährung aller Theile und Theilchen des Körpers Schwankungen ausgesetzt ist, also auch die der Determinanten und Biophoren des Keimplasmas. Wir sahen in den daraus resultirenden Veränderungen dieser letzten und kleinsten Einheiten des Keimplasmas die letzte Wurzel der erblichen Variation, also die Grundlage aller Umwandlungen, welche die Organismenwelt im Laufe der Zeiten eingegangen ist und noch eingeht.

Es fragt sich jetzt noch, ob wir uns von der Natur dieser angenommenen Abänderungen der Keimplasma-Einheiten genauere Rechenschaft geben können. Wenn ich nicht irre, vermögen wir darüber wenigstens soviel auszusagen, dass alle Variationen in letzter Instanz quantitative sind, dass sie auf Ab- oder Zunahme der lebenden Theilchen oder ihrer Constituenten, der Moleküle beruhen. Aus diesem Grunde sprach ich bisher immer nur von zweierlei Variationsrichtungen, von einer nach Plus und einer nach Minus vom Durchschnitt gerichteten Variation. Was uns als Qualitätsänderung erscheint, ist eben auch nichts Anderes, als ein Mehr oder Minder, eine andere Mischung der Bestandtheile, welche eine höhere Einheit zusammensetzen, eine ungleiche Zu- oder Abnahme dieser Bestandtheile, der niederen Einheiten. Wir sprechen von einfachem Wachsthum einer Zelle, wenn sich ihre Masse vermehrt, ohne dass ihre Zusammensetzung sich ändert, also wenn das Verhältniss der sie zusammensetzenden Formbestandtheile und chemischen Verbindungen

sich dabei gleich bleibt; sie verändert aber ihre Beschaffenheit, wenn dieses Verhältniss sich verschiebt, wenn z. B. die wenigen rothen Pigmentkörnchen, welche früher vorhanden und kaum sichtbar waren, sich so vermehren, dass sie die Zelle roth erscheinen lassen. Waren aber vorher gar keine rothen Körnchen da, so können sie dadurch entstehen, dass gewisse andere vorhandene Theilchen z. B. des Protoplasmas sich im Stoffwechsel derart zerlegen, dass unter Anderem auch rothe Körnchen von Harnsäure oder einem anderen rothen Stoff entstehen, und auch in diesem wird es ein Mehr oder Weniger der die Protoplasma-Moleküle konstituirenden Moleküle einfacher Art und der Atome sein, welche die qualitative Umwandlung bedingen. In letzter Instanz beruhen also alle Variationen auf quantitativen Veränderungen der Theile, welche den variirenden Theil zusammensetzen.

Man könnte diesem Argument entgegenhalten, dass die Chemie isomere Verbindungen kennt, deren qualitative Verschiedenheiten also nicht auf einer anderen Zahl der sie zusammensetzenden Moleküle beruht, sondern auf ihrer verschiedenen Anordnung; man könnte geltend machen, dass Ähnliches auch in morphologischen Verhältnissen vorkomme. In der That scheint es so. Man kann sich z. B. 100 Haare auf dem Rücken eines Käfers das eine Mal gleichmässig vertheilt denken, das andere Mal alle dicht beisammen stehend und eine Art von Bürste bildend, allein obgleich dieses Bürstchen gewiss eine neue Qualität des Käfers wäre, so beruht ihre Bildung doch nur auf Quantitäts-Unterschieden, nämlich darauf, dass auf derselben Hautfläche, welche im ersten Fall vielleicht nur ein Haar trug, im zweiten deren 100 stehen. Die Quantität von Haarzellen ist auf dieser kleinen Fläche erheblich vermehrt. Ebenso beruht die charakteristische Streifung des Zebras nicht auf einer Qualitäts-Änderung der Haut im Ganzen, sondern auf der starken Ablagerung schwarzen Pigments in bestimmten Zellen der Haut, also auf Quantitäts-Änderungen. In Bezug auf das ganze Thier ist es eine qualitative Änderung, z. B. gegenüber dem Pferd, in Bezug auf die Bestandtheile, welche die Qualitätsänderung hervorbringen aber ist es eine rein quantitative. Das Ganze ändert seine Qualitäten, wenn ein Theil der Bausteine, aus denen es besteht, sich quantitativ verändert.

So werden auch die Determinanten des Keims nicht blos als Ganzes grösser oder kleiner werden können, sondern auch von den sie zusammensetzenden Biophoren werden einzelne Arten sich stärker vermehren können als andere unter bestimmten abgeänderten Ver-

hältnissen, und dadurch wird dann die Determinante selbst qualitativ verändert, so dass also schon aus dem wechselnden Zahlenverhältniss der verschiedenen Arten von Biophoren eine Eigenschaftsänderung der Determinante hervorgehen kann, und in Folge dessen auch Qualitätsänderungen der durch die Determinante bestimmten Organe, der Determinaten. Allein auch die Biophoren selbst dürfen, wie alles Lebendige nicht unveränderlich gedacht werden, auch sie können durch Veränderung der Ernährung ungleich wachsen und dadurch ihre Qualitäten ändern. Dies im Näheren ausführen, und das Getriebe der Kräfte im kleinsten Lebenskomplex errathen zu wollen, wäre heute nur ein Spiel der Phantasie, aber prinzipiell kann gegen die Annahme Nichts eingewendet werden, dass jedes Lebenselement bis zum untersten und kleinsten herab durch Ungleichheiten der Ernährung nicht nur gleichmässig in auf- oder absteigende Wachsthums-Bewegung versetzt, sondern auch qualitativ, d. h. in seinen Eigenschaften verändert werden kann, indem die dasselbe zusammensetzenden Bestandtheile ihre Proportion ändern.

Wir wissen ja freilich nichts Gewisses und nichts Genaues über die Einheiten des Keimplasmas, können auch Nichts darüber aussagen, was dazu gehört, damit eine Determinante einen Theil des sich entwickelnden Körpers so oder so determinire; somit sind wir auch ohne bestimmte Vorstellung davon, welche Beziehungen zwischen Veränderungen der Determinante und den Veränderungen ihrer Determinate bestehen, allein wir wissen wenigstens, dass erbliche Abänderung eines Theils nur möglich ist, wenn auch ein entsprechendes Theilchen des Keimplasmas abändert, und wir dürfen wenigstens annehmen, dass diese beiden Abänderungen insoweit sich entsprechen werden, dass stärkere Ausbildung der einen einer stärkeren Ausbildung der anderen entspricht, und dass es sich nicht etwa auch umgekehrt verhalten kann. Wenn die Determinante X aus dem Keim verschwindet, dann verschwindet auch die Determinate X^1 aus dem Soma. So wird es auch berechtigt sein, von dem Ausbildungsgrad eines Organs auf die Stärke seiner Determinante zu schliessen und Plus- und Minus-Variationen bei Beiden als entsprechende Grössen zu nehmen.

Nun kommt aber bei den Gleichgewichtsschwankungen im Innern des Keimplasmas, die die Wurzel aller erblichen Variationen bilden, noch Etwas in Betracht, das oben schon kurz berührt wurde, nämlich die Correlation der Determinanten, die Beeinflussung einer Determinante durch eine andere benachbarte. Ich sprach überhaupt

der Kürze halber meist nur von »der Determinante« eines Theils, während doch alle irgendwie grösseren und bedeutenderen Theile, vielfach wohl sogar schon einzelne Zellen, durch mehrere oder viele Determinanten, durch Gruppen von solchen bestimmt zu denken sind. Wenn wir nun auch gänzlich ausser Stande sind, den verwickelten Vorgängen gegenseitiger Beeinflussung der Determinanten untereinander zu folgen, so können wir uns doch wenigstens sagen, dass solche Beeinflussungen bestehen müssen, und das eröffnet uns eine Ahnung dessen, was bei der spontanen Variation im Innern des Keimplasmas vor sich gehen muss. Zunächst werden die einzelnen Determinanten zu Gruppen geordnet zu denken sein, so etwa, dass z. B. die homologen Determinanten der rechten und linken Körperhälfte beisammen liegen, deshalb auch von verändernden Einflüssen häufig zusammen getroffen werden und zugleich in gleicher Richtung variiren, wie denn thatsächlich analoge Missbildungen, wie die Polydaktylie rechts und links, ja sogar zugleich an Händen und Füssen vorkommt. Dass rechte und linke Hände, dass Vorder- und Hintergliedmassen durch besondere Determinanten im Keim vertreten sind, sehen wir aus ihrer häufig verschiedenen phyletischen Entwicklung zu Hand und Fuss, oder zur Flosse und zum rudimentären Hinterfuss (beim Wal), sowie auch aus der zwar seltenen, aber doch bestimmt vorkommenden verschiedenen Erbnachfolge, wie sie z. B. in einem blauen mütterlichen und einem braunen väterlichen Auge beim Menschen beobachtet wird. Aber fast noch auffallender als die Verschiedenheiten solcher homologer oder homotyper Theile sind ihre Übereinstimmungen, und diese mögen wohl zum Theil auf ihre Zusammenordnung und gemeinsamen Schicksale in der Keimsubstanz bezogen werden dürfen, wenn auch ein weit grösserer Theil derselben wohl sicher auf ihre Anpassung an ähnliche Leistungen zu beziehen sein, also als Convergenz-Erscheinung innerhalb desselben Organismus aufzufassen sein wird.

Wir stellten uns vor, dass das erstere stärkere Wachsen einer Determinante eine, wenn auch noch so leichte Nahrungsentziehung für ihre Nachbarn bedeutet; diese freilich kann sofort ausgeglichen werden, wenn von einer anderen Seite her der gemeinsame Nahrungsstrom weniger stark beansprucht wird als vorher; sie kann aber auch möglicherweise verstärkt werden, wenn von einer anderen Seite her ebenfalls eine stärkere Beanspruchung von Nahrung ausgeht, und dann sinkt die von zwei Seiten benachtheiligte Determinante doppelt stark nach abwärts. Auch der Fall ist denkbar, dass die meisten Determi-

nanten eines Theils nach aufwärts variiren und durch ihre vereinte stärkere Assimilationskraft einen so verstärkten Nahrungsstrom sich zulenken, dass das gesammte Organ, z. B. eine bestimmte Vogelfeder, nun in aufwärts gerichtete Variation geräth, grösser und grösser wird, wie wir es bei manchen Schmuckfedern thatsächlich finden; oder auch dass gewisse Determinanten nur in einzelnen ihrer Biophoren abändern, und dass dadurch die Determinaten, z. B. eine Gruppe bisher schwarzer Schuppen eines Schmetterlingsflügels brillant blau ausfallen. Auch muss es wohl geschehen können, dass solche Veränderungen im Innern von Determinanten sich auf benachbarte Determinanten übertragen, indem dieselben Ernährungsverhältnisse, welche die Ersteren zur Abänderung bestimmten, sich ausbreiten. Das Anwachsen von brillant gefärbten Flecken bei Vögeln und Schmetterlingen lässt auf derartige Vorgänge im Keimplasma zurückschliessen.

Ich will es mir versagen, diese Gedanken weiter im Einzelnen zu verfolgen und die beobachtbaren Beziehungen und Veränderungen der fertigen Theile des Körpers in die Sprache des Keimplasmas zu übersetzen; soviel aber darf wohl als sicher angenommen werden, dass ein ganzes Heer von Beziehungen und Beeinflussungen zwischen den Elementen des Keimplasmas besteht, dass die eine Veränderung eine andere nach sich zieht, und dass so — meist in sehr langsamem Tempo, d. h. im Laufe von Generationen und von ganzen Arten, aus rein intragerminalen Gründen gesetzmässige Veränderungen eintreten, die — soweit sie unterhalb von Gut und Schlecht bleiben — von sich aus schon eine Art umstempeln, die aber, wenn sie von Personalselektion ergriffen werden, durch Sichtung und Combinirung der Ide zu noch höherer Ausbildung emporgeführt werden können.

Wenn wir nun weiter bedenken, dass die Veränderung eines Theils doch nicht blos von der Qualität der äusseren Einwirkung, sondern auch von der Constitution, d. h. Reaktionsfähigkeit des betreffenden Theils abhängen muss, so werden wir verstehen, dass gleiche Nahrungsabänderungen zwei verschiedene Determinanten in verschiedener Weise verändern können, und wenn wir erwägen, dass eine jede Nahrungsänderung von dem Punkte aus, an dem sie entstand, sich mit abnehmender Stärke nach bestimmten Richtungen hin ausbreiten muss, so haben wir einen weiteren Faktor der Determinanten-Abänderung, und zwar einen solchen, der selbst gleiche Determinanten ungleich beeinflusst.

Wenn wir nun zuletzt noch erwägen, dass Determinanten ver-

schiedener Constitution auch verschiedene Bestandtheile dem Nahrungsstrom entnehmen werden, somit denselben in wechselnder Art chemisch verändern und ihren Nachbarn einen veränderten Vorrath an nährenden Substanzen zukommen lassen werden, so sehen wir in ein verwickeltes, feinstes aber durchaus gesetzmässig verlaufendes Getriebe hinein, in einen Mechanismus, den wir freilich nur ahnen können, dessen Wirkungen uns aber in den spontanen Variationen der Organismen vorliegen. Wir begreifen im Prinzip die Möglichkeit sprungweiser Abänderung, als einer mehr oder minder ausgedehnten, mehr oder minder starken Verschiebung des Artbildes in dieser oder jener Merkmalgruppe, und wir werden solche »kaleidoskopische« Veränderungen, wie sie EIMER als die einzige Grundlage der Artumwandlung vermuthete, und wie sie in jüngster Zeit wieder durch DE VRIES[1] in den Vordergrund gerückt werden, in beschränkterer Wirkungssphäre sehr wohl als einen Faktor der Transmutationen anerkennen dürfen.

Alle diese intragerminalen Kämpfe und Beeinflussungen aber werden wir uns in minimalen Proportionen erfolgend denken müssen, so zwar, dass sie immer erst durch längere Summirung eine sichtbare Wirkung hervorrufen, und wir werden nie vergessen dürfen, dass auch die Mehrzahl der Ide dabei noch wesentlich mitspielt, da in jedem Id solche »spontane« Variationen von Determinanten in anderer und ganz selbstständiger Weise erfolgen können. Wäre dem nicht so, so wäre ein Eingreifen von Personalselektion nicht möglich, Naturzüchtung existirte nicht, und die Anpassung des Organismus von der einzelnen Zelle an bis zum Ganzen bliebe vollkommen unerklärt. Die gesammte spontane Keimesvariation steht, soweit sie die Grenze von Gut und Schlecht überschreitet, unter der Scheere der Personalselektion, und damit unter ihrer beinahe souveränen Oberleitung.

Das plötzliche erste Hervortreten einer sprungweisen Abänderung dagegen wird ganz unabhängig von Personalselektion erfolgen, beruhend auf gleichartigen Veränderungen einer Anzahl von Iden, die so lange latent bleiben, bis sie durch die bekannte, der Amphimixis vorhergehende Reduktionstheilung zufällig zur Majorität gelangen. Bei den plötzlichen Knospenvariationen aber darf wohl eine noch nicht nachgewiesene, abnormaler Weise eintretende Reduktionstheilung

[1] Siehe den Schluss von Vortrag XXXIII.

als Grund des Sichtbarwerdens der germinalen Abänderung vermuthet werden, wie ein solcher ja auch früher zur Erklärung der Rückschläge solcher Spielformen angenommen wurde.

Dadurch würde auch die Seltenheit der Knospenvariationen ihre Erklärung finden, während die grössere Häufigkeit der sprungweisen Variation bei Samenpflanzen in der Regelmässigkeit der Reduktionstheilung bei geschlechtlicher Fortpflanzung ihren Grund erkennen liesse. Dass aber überhaupt gleiche oder doch ähnliche Änderungen in mehreren oder vielen Iden zur selben Zeit eintreten, kann nur auf der Einwirkung ähnlicher, allgemeiner, d. h. die ganze Pflanze betreffender Einwirkungen beruhen, wie sie eben durch Cultivirung, Düngung u. s. w. gesetzt werden. Bei Besprechung der Mediums-Einflüsse denke ich darauf noch zurückzukommen.

Man hat von einzelnen Seiten diese ganze Vorstellung einer Germinalselektion als blosses Phantasiespiel bezeichnet, das ja schon dadurch verurtheilt werde, dass es sich auf Verschiedenheiten der Ernährung innerhalb so winziger Substanzmengen stütze, wie sie die Chromosomen der Kernsubstanz im Innern einer Keimzelle seien. Gewiss ist diese Substanzmenge eine sehr geringe, aber muss sie nicht dennoch ernährt werden, und ist es wirklich wahr, dass die Nahrungszufuhr für alle ihre unsichtbar kleinen lebenden Elemente die gleiche ist? Wohl kann man zugeben, dass die Nahrung ausserhalb des Ids meist eine reichliche sein wird, obwohl auch darin sicherlich Schwankungen vorkommen, allein daraus folgt gewiss nicht, dass nun auch im Innern des Ids jede Lebenseinheit gleich gestellt ist und gleichviel, oder gar, wie man gemeint hat, soviel als sie nur irgend brauchen kann, zur Verfügung hat. Eine solche Behauptung kommt mir so vor, als wenn ein Mondbewohner durch ein vortreffliches Fernrohr unsere Erde betrachtend, die Stadt Berlin deutlich unterscheiden könnte, auch die in ihr cirkulirende Menschheit, die Eisenbahnzüge, die ihr von allen Seiten Lebensmittel massenweise zuführen, und der nun aus dieser überreichlichen Versorgung schliessen wollte, innerhalb dieser Stadt herrsche allgemein der grösste Überfluss, und Jeder seiner Bewohner habe soviel zum Leben, als er nur irgend verbrauchen könne.

Daraus, dass wir in die Struktur und die Ernährungsbedürfnisse und -Modalitäten einer sehr kleinen Substanzmenge nicht hineinsehen können, dürfen wir sicherlich nicht schliessen, dass dort Ernährung nicht ungleich zu wirken, und nicht durch ihre Ungleichheit sehr wesentliche Differenzirungen hervorzurufen vermöge, — zumal wenn

es sich um eine Substanz handelt, der wir eine ganz ausserordentlich komplizirte Zusammensetzung aus einer Unmasse ausserordentlich kleiner Theilchen zuschreiben müssen. Dass Letzteres aber nicht zu vermeiden ist, geben ja heute auch manche von Denen zu, die früher noch an eine einfache Struktur der Keimsubstanz glauben zu können meinten. Wie komplizirt nicht nur die Keimsubstanz, sondern jede Zelle eines höheren Organismus gebaut ist, wie auch bei ihr die Differenzirungen und Zusammenordnungen bis weit unter das sichtbar Kleinste hinabreichen, das lehren die neuesten histologischen Forschungen, wie wir sie HEIDENHAIN, BOVERI und so vielen Anderen verdanken, aufs eindringlichste. Wie erstaunte die wissenschaftliche Welt, als sie in den siebenziger Jahren die geheimnissvolle Kernspindel kennen lernte! und seitdem ist diese durch die Centrosphäre, das Centrosoma und neuerdings noch gar die Centriole in den Schatten gestellt worden, und heute denkt man daran, dass diese wundersamen Kraftcentren selbst wieder ihren eigenen Theilungsapparat besitzen könnten oder müssten! Solchen Erfahrungen gegenüber wird man schwerlich dabei beharren dürfen, nur das als existirend anzuerkennen, was man eben gerade noch mit den stärksten Linsen erkennen oder doch ahnen kann, man wird nicht länger zweifeln dürfen, dass weit unter der Schwelle des Sichtbaren ebenfalls noch Organisation dem Leben zu Grunde liegt und durch gesetzmässige Kräfte beherrscht wird. Mir wenigstens scheint der Schluss aus den Erscheinungen der Vererbung und Variation auf eine ungeheure Anzahl kleinster Lebenstheilchen, die in dem engen Raum eines Id sich zusammeschaaren, erheblich sicherer und zwingender, als der umgekehrte Schluss aus der berechneten Grösse von Atomen und Molekülen auf die Anzahl derselben, welche man in einem Id anzunehmen befugt sei. Ich habe in meinem Buch über das Keimplasma eine solche Berechnung angestellt und bin dort zu Zahlen gekommen, die für das Bedürfniss der Keimplasmatheorie eher zu klein erscheinen mussten. Man hat darin den Beweis gesehen, dass ich mich meinen Theorien zu lieb über die Thatsachen wegsetze, man hätte sich aber lieber fragen sollen, ob denn die Grösse der Atome und Molekel Thatsachen sind, oder nicht vielmehr sehr fragwürdige Ergebnisse aus unsicheren Rechnungs-Ansätzen? Gewiss hat die heutige Chemie die relativen Gewichtsverhältnisse der Atome und Moleküle mit bewundernswerther Genauigkeit festgestellt, über die absolute Grösse der letzten Theilchen vermag sie aber keine anderen, als durchaus unsichere Angaben zu machen. So wird es also erlaubt sein, eine bedeutendere Kleinheit

derselben anzunehmen, wenn die Thatsachen anderer Wissensgebiete dies verlangen.

Wir müssen Determinanten annehmen, folglich muss das Keimplasma auch Platz für dieselben haben; die Veränderungen der Arten können nur aus Veränderungen des Keimplasmas erklärt werden, denn nur diese erzeugen erbliche Variationen. Auf diesem Grund baut sich meine Germinalselektion auf; ob ich damit im Grossen und Ganzen das Richtige getroffen habe, wird die Zukunft lehren; dass ich das ganze neue Gebiet nicht erschöpft, sondern gerade eben nur aufgeschlossen habe, weiss ich sehr wohl.

XXVII. Vortrag.

Biogenetisches Gesetz.

Meine Herren! Was ich heute mit Ihnen besprechen möchte, hätte ich eigentlich schon früher bringen sollen, wenn wir wenigstens an den historischen Entwicklungsgang der Wissenschaft gebunden wären, denn die Erscheinungen, um welche es sich jetzt handeln wird, sind schon bald nach der Wiedererweckung des Descendenz-Gedankens der Wissenschaft wieder zum Bewusstsein gekommen und bilden gewissermassen die erste bedeutsame Entdeckung, welche auf Grund der DARWIN'schen Descendenzlehre gemacht worden ist. Wenn ich sie erst jetzt Ihnen vorführe, so geschieht es aus dem Grunde, weil es sich hier um Erscheinungen der Vererbung und ihre Modifikationen handelt, deren Verständniss — soweit wir überhaupt heute schon von einem solchen reden können — nur auf Grundlage einer Vererbungs*theorie* möglich ist. Wenn ich also überhaupt versuchen wollte, diese Erscheinungen auf ihre Ursachen zu prüfen, so musste ich Ihnen zuerst eine Theorie der Vererbung geben, wie ich dies in der Keimplasmatheorie gethan habe. Es handelt sich um den Zusammenhang zwischen der Entwicklungsgeschichte des vielzelligen *Einzelwesens* und derjenigen der *Art*, zwischen *Keimesgeschichte* und *Stammesgeschichte*, oder wie wir seit HÄCKEL sagen: zwischen *Ontogenese* und *Phylogenese*.

Schon lange vor DARWIN waren einzelne Forscher auf die Thatsache aufmerksam geworden, dass gewisse Stadien in der Embryogenese der höheren Wirbelthiere, der Vögel und Säuger Ähnlichkeit mit Fischen besitzen, und man hatte z. B. von einem fischähnlichen Stadium des Vogel-Embryos gesprochen. Die Naturphilosophen aus dem Anfang des XIX. Jahrhunderts, OKEN, TREVIRANUS, MECKEL und Andere waren sogar auf Grund der damaligen Transmutationslehre noch viel weiter gegangen, und hatten in der Embryonalentwicklung z. B. des Menschen eine Wiederholung der verschiedenen Thierstufen erkennen wollen, vom Strahlthier und Wurm an zum Insekt und Mollusk hinauf. Später zeigte dann VON BAER, dass solche Ähnlichkeiten nur innerhalb desselben Typus vorhanden seien, und JOHANNES MÜLLER erklärte dieselben vom Standpunkt der alten Schöpfungstheorie aus als den »Ausdruck des allgemeinsten und einfachsten Plans der Wirbelthiere«, der es eben mit sich brächte, dass z. B. auf einem gewissen Stadium der Embryogenese auch beim Menschen Kiemenbogen angelegt werden, um später wieder »einzugehen«. Warum denn freilich dieser »Plan« auch da ausgeführt werden musste, wo er später wieder verlassen wird, blieb unverständlich.

Eine Antwort auf diese Frage wurde erst mit der Wiederaufnahme der Descendenzlehre möglich, und der Erste, der nach dieser Richtung Klarheit schaffte, war FRITZ MÜLLER, der in seiner 1864 erschienenen Schrift »Für DARWIN« die Entwicklungsgeschichte des Individuums, die »Ontogenese«, als eine kurze und vereinfachte Wiederholung, gewissermassen als eine Rekapitulation des Entwicklungsganges der Arten, der »Phylogenese«, auffasste. Er erkannte aber zugleich schon sehr wohl — was ja auch klar vor Aller Augen lag — dass die »Stammesgeschichte« nicht einfach aus der »Keimesgeschichte« abgelesen werden kann, sondern dass die Phylogenese einerseits durch Zusammenschiebung und Kürzung ihrer Stadien in der Ontogenese »verwischt« wird, indem die Entwicklung einen immer geraderen Weg vom Ei zum fertigen Thier »einschlägt«, während sie andererseits auch häufig »gefälscht« wird »durch den Kampf ums Dasein, den die freilebenden Larven zu bestehen haben«.

FRITZ MÜLLER bezog sich in der Begründung seiner Ansichten hauptsächlich auf Larven, und zwar auf diejenigen von Crustaceen, und die Thatsachen, welche er theils neu beibrachte, theils in neuem Sinn zusammenstellte, waren so schlagend, dass man sich ihrem Gewichte nicht entziehen konnte. Er machte vor Allem aufmerksam

darauf, dass bei mehreren der niederen Kruster-Ordnungen die verschiedensten Arten in einer ganz übereinstimmenden Gestalt das Ei verlassen, nämlich als kleine ungegliederte Larven mit drei Gliedmassen-Paaren, von denen die zwei hinteren zweiästige mit Borsten besetzte Ruderfüsse sind, Larven mit einem Stirnauge und mit einer grossen helmförmigen Oberlippe. In der Grösse und Gestalt des Körpers, besonders auch des Chitinpanzers zeigen diese Larven Verschiedenheiten bei den verschiedenen systematischen Gruppen, so ist z. B. die Larve der Ruderfüsser (Copepoda) einfach eiförmig, bei den Rankenfüssern läuft sie vorn in zwei hörnerartige Fortsätze aus u. s. w., aber das Wesentliche bleibt überall dasselbe, und so bezeichnete man

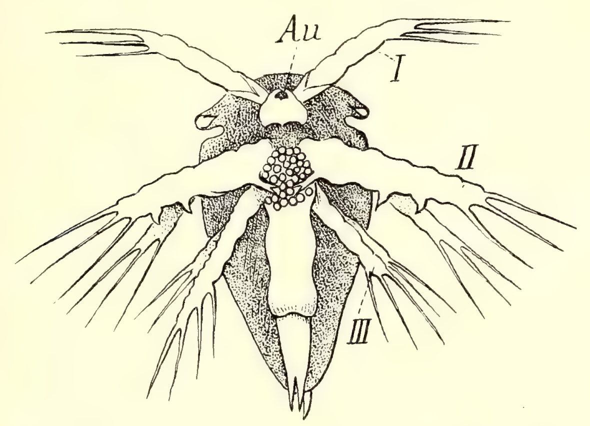


Fig. 108. Nauplius-Larve von einem niederen Krebs. Nach FRITZ MÜLLER.

schon seit lange diese Larvenform mit dem besonderen Namen des »Nauplius« (Fig. 108).

Das fertige Thier nun entwickelt sich aus dem Nauplius dadurch, dass dieser in die Länge wächst, indem sich sein Hinterende verlängert und gliedert; zwischen Vordertheil und Schwanzende schieben sich Segmente ein, Körperringe, auf welchen dann neue Gliedmassenpaare hervorwachsen können. Je nach der Gruppe, zu der das Thier gehört, ist die Zahl dieser Segmente und Gliedmassen verschieden. So besteht der Leib des fertigen Thieres bei den kleinen Muschelkrebschen immer nur aus acht Segmenten, von denen sieben je ein Gliedmassenpaar tragen, bei den Kiemenfüssern (Branchiopoden) dagegen aus einer zwischen 20 und 60 schwankenden Zahl von Segmenten mit 10 bis über 40 Beinpaaren, bei den Daphniden oder

Wasserflöhen aus etwa 10 Segmenten mit 7—10 Gliedmassenpaaren, bei den Ruderfüssern oder Copepoden aus etwa 17 Segmenten mit 11 Gliedmassenpaaren. Nicht nur auf der Verschiedenheit der Zahl von Segmenten und Gliedmassen beruht die Verschiedenheit der Ordnungen, sondern ebensosehr auch auf der Gestalt und Ausbildung der Segmente und vor Allem der Gliedmassen, aber hierbei ist es wieder bemerkenswerth, dass die Gliedmassen, welche neu hervorwachsen, zuerst meist als zweiästige Ruderfüsse entstehen, und erst später sich zu einer anderen Gestalt umformen. So gehen die späteren Kieferpaare, drei an der Zahl, bei den Copepoden aus solchen Schwimmfüssen hervor, und ebenso die zweiten Fühler der Copepoden und die Kiefer der Branchiopoden, Cirrhipedien u. s. w.

Wenn wir also in der »Keimesgeschichte« (»Ontogenese«) eine einigermassen genaue Wiederholung der »Stammesgeschichte« (Phylogenese) vor uns haben, so dürfen wir daraus schliessen, dass Thiere, die aus wenigen Segmenten bestanden, die Urform des Krebsstamms bildeten, und dass aus diesem im Laufe der Erdgeschichte die heute so verschiedenen Gruppen von Krustern dadurch hervorgegangen sind, dass neue Segmente sich einschoben, und dass deren Gliedmassenpaare, die zuerst zweiästige Ruderfüsse waren, sich nun verschiedenartigen Funktionen anpassten, die einen denen eines Fühlers, die zweiten derjenigen eines Kiefers oder Ruderarmes, eine dritte, vierte, fünfte u. s. w. der eines Sprungbeins, eines Begattungsorgans, eines Eierträgers oder auch eines Kiementrägers oder einer Schwanzflosse.

Dass die Entwicklung im Allgemeinen wirklich so vor sich gegangen ist, erhellt hauptsächlich daraus, dass alle diese verschiedenen Ordnungen von Krebsen noch heute von der Nauplius-Larve ihren Ursprung nehmen, selbst in solchen Fällen, wo das reife Thier einen Bau besitzt, der weit von der gewöhnlichen Gestalt eines Krusters abweicht. Von der Nauplius-Form gehen alle Crustaceen aus, auch die der höheren Ordnungen, wenn auch nicht immer von einer Nauplius-Larve. Aber gerade dieser Umstand, dass bei den meisten höheren und auch manchen niederen Krustern das junge Thier, wenn es aus dem Ei schlüpft, schon zahlreichere Segmente und Gliedmassen besitzt, als eine Nauplius-Larve, deutet wieder von Neuem auf den Zusammenhang zwischen Phylogenese und Ontogenese hin, denn in diesen Fällen wird das Nauplius-Stadium schon im Ei durchlaufen. Der ganze Unterschied von diesen und den erstbetrachteten Formen liegt darin, dass die Entwicklung bei den Letzteren stärker

verkürzt, gewissermassen zusammengezogen ist, so dass das Nauplius-Stadium einen Theil der Embryogenese bildet, und dass schon im Ei sich neue Segmente und weitere Gliedmassen am Embryo-Nauplius bilden, so dass das Thierchen also in einem vorgeschritteneren, dem reifen Thier ähnlicheren Stadium das Ei verlassen, und nachher in kürzerer Zeit sich vollends zur Reife ausbilden kann.

Man wird erwarten, dass eine solche Abkürzung der Larvenzeit durch Verlängerung der Embryogenese vor Allem bei denjenigen

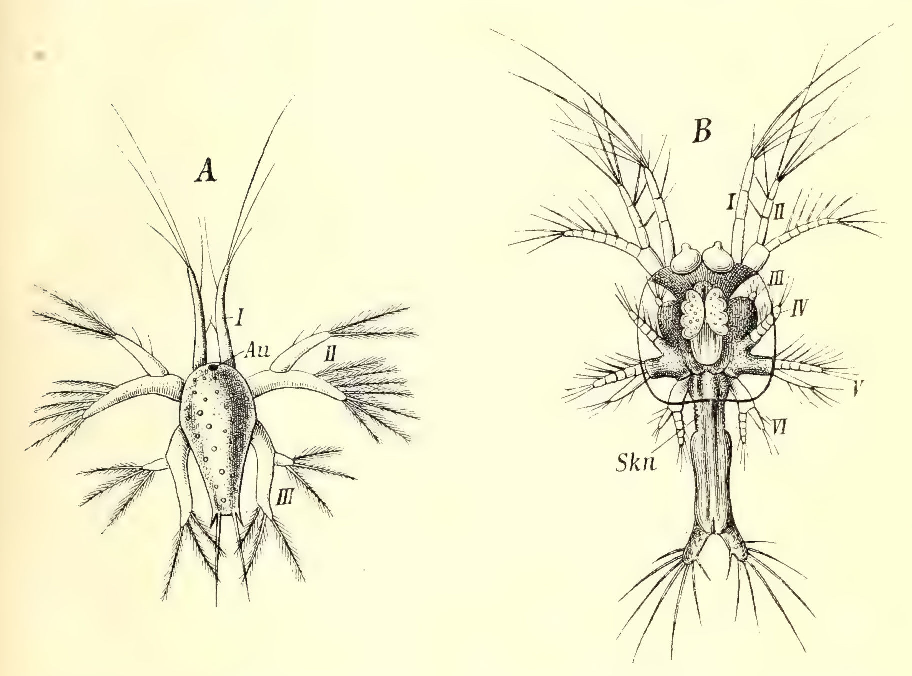


Fig. 109. Metamorphose eines höheren Krebses, der Garneele Peneus Potimirim nach Fritz Müller. *A* Nauplius-Larve mit den drei Gliedmassenpaaren: *I* die Fühler, *II* und *III* die zweiästigen Ruderfüsse. — *B* Erstes Zoëa-Stadium; mit sechs Gliedmassenpaaren; *Skn* Segmentknospen.

Krebsen vorkommen wird, welche sehr viele Segmente und sehr viele Gliedmassen besitzen, also bei den höheren Formen derselben, und so ist es auch im Allgemeinen. Ausnahmen davon gibt es nach zweierlei Richtung; einmal finden sich unter den niederen Krustern solche, die das Ei nicht als Nauplius, sondern in vollständig fertiger Gestalt verlassen, und dann gibt es unter den höheren Krustern einzelne Arten, welche nicht in ausgereifterer Gestalt, sondern noch immer in der uralten Nauplius-Form aus dem Ei schlüpfen. Fritz

MÜLLER hat für diesen letzten Fall zuerst ein Beispiel beigebracht, das einer brasilianischen Garneele, Peneus Potimirim. Wie die niedersten Ruderfüsser, oder Kiemenfüsser durchläuft diese der höchsten Ordnung der Krebse angehörende Art die ganze lange Entwicklung vom Nauplius an durch eine ganze Reihe höherer Larvenformen bis zum fertigen Thier ausserhalb des Eies, als selbstständige frei schwimmende Larve (Fig. 109, *A—E*), in scharfem Gegensatz zu seinem nahen Verwandten, dem Flusskrebs, der diese ganze Entwicklung im Ei durchmacht, und völlig ausgebildet ausschlüpft.

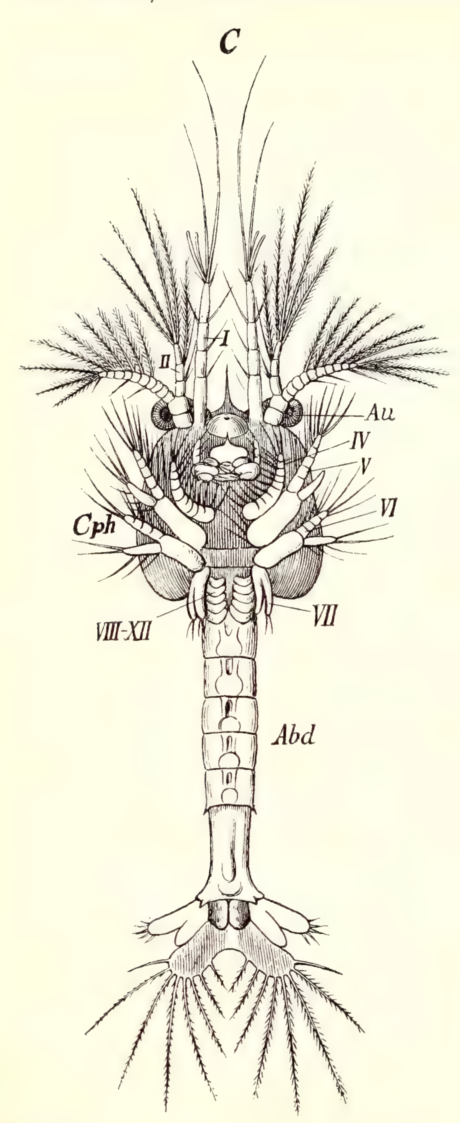


Fig. 109. *C* Zweites Zoëa-Stadium. Der Rumpf ist schon in Cephalothorax (*Cph*) und Abdomen (*Abd*) gesondert; sieben Gliedmassenpaare entwickelt, fünf weitere (*VIII—XII*) angelegt.

Aus diesem Beispiel schon erkennen wir, dass es nicht etwa eine innere Nothwendigkeit ist, welche die Ontogenese des höheren und komplizirteren Organismus in Embryonalstadien zusammenzieht, sondern dass dies wesentlich auf äusseren Zweckmässigkeits-Momenten beruhen wird. Auch hier also wieder Anpassung, und zwar in erster Linie an die Lebensverhältnisse der Larven. Ihre Dezimirung durch Feinde wird z. B. unter sonst gleichen Umständen um so bedeutender sein, je länger die Larven-Entwicklung sich hinzieht, dann aber wird auch die allgemeine Zerstörungsziffer der Art und die Höhe der Fruchtbarkeit, welche die Art besitzen muss, um im Kampf ums Dasein zu bestehen, bei der Regulirung des Entwicklungs-

Modus mit bestimmend sein. Denn je höher die Zerstörungsziffer, um so mehr Eier muss jedes Weibchen hervorbringen, und je mehr Eier es liefern muss, um so weniger Nährmaterial zum Aufbau des Embryo kann jedem Ei beigegeben werden. Es ist mir keine Angabe über die

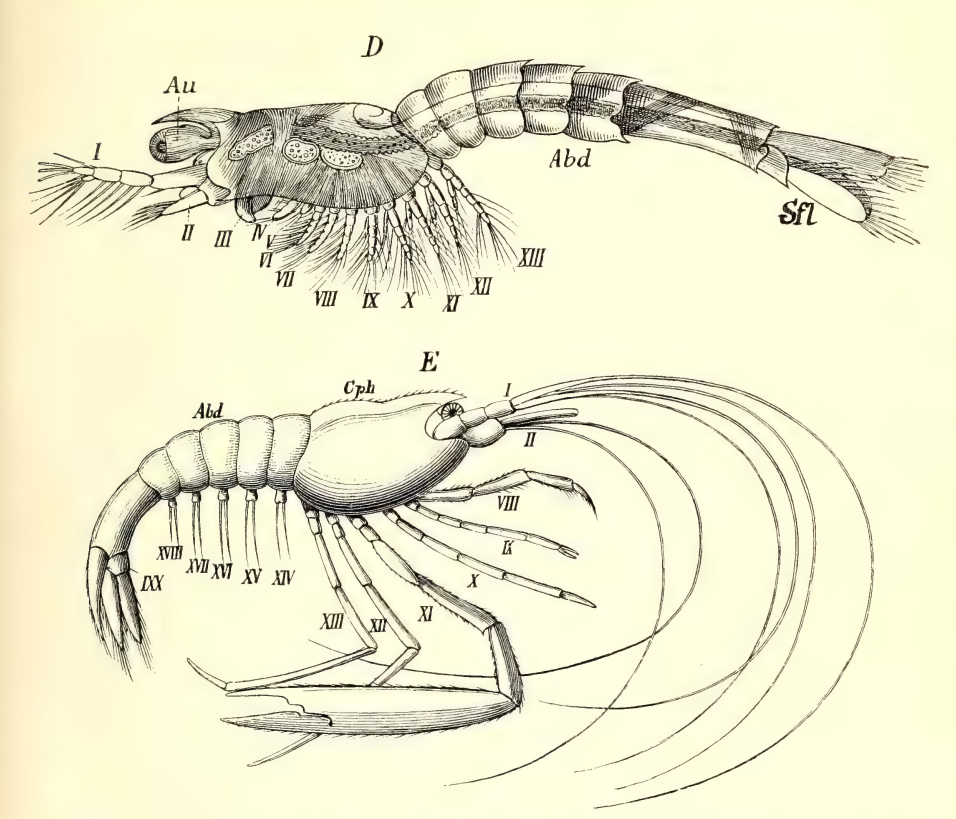


Fig. 109. *D* Mysis-Stadium. Die ersten 13 Gliedmassenpaare sind: *I* und *II* Fühler, *III* Mandibel, *IV* und *V* Kiefer, *VI—XIII* ein- oder zweiästige Ruderfüsse. *Abd* Abdomen; *Sfl* Schwanzflosse. — *E* Die ausgebildete Garneele mit 13 Gliedmassenpaaren am Cephalothorax (*Cph*), *I* und *II* die beiden Fühlerpaare, dann folgen, hier meist nicht sichtbar, *III—VIII* die Kiefer und Kieferfüsse und endlich die fünf Fusspaare *IX—XIII*, von denen das dritte eine lange Scheere trägt.

Eier jener brasilianischen Garneele bekannt, deren Embryonalentwicklung nur bis zum Nauplius reicht, aber wir werden nicht irren, wenn wir im Voraus sagen, dass dieselben sehr klein und sehr zahlreich sein werden, im Gegensatz zu denen des Flusskrebses, welche gross und gegenüber anderen uns bekannten Verwandten nicht besonders zahlreich sind.

Es ist gewiss von theoretischer Bedeutung, wenn wir bei den Krustern klar zu erkennen vermögen, dass die Embryogenese nicht etwa nach inneren uns verborgenen Gesetzen sich verdichten muss, wenn die Complikation des Baues zunimmt, sondern dass die Zusammenziehung der ontogenetischen Stadien auf Anpassung beruht, und bei nahe verwandten Arten in ganz verschiedenem Grade eingetreten sein kann. Es zeigt das wieder von Neuem, wie alles biologische Geschehen unter der Herrschaft der Ausleseprozesse steht.

Ich erwähnte bereits, dass Ausnahmen von der gewöhnlichen Entwicklungsweise auch bei niederen Krustern vorkommen, und ich dachte dabei an die Daphniden, welche das Ei als fertige kleine Thierchen, versehen schon mit allen ihren Segmenten und Gliedmassen verlassen. Das Nauplius-Stadium wird schon im Ei durchlaufen, und als interessante Andeutung, dass die Vorfahren der heutigen Arten als freie Larven gelebt haben, häutet sich dieser embryonale Nauplius im Ei, er bildet eine feine Cuticula auf sich, die später abgestreift wird. Wenn nun gefragt wird, warum wir wohl gerade bei diesen kleinen und gar nicht sehr zusammengesetzten Wasserflöhen eine direkte Entwicklung eingerichtet sehen, während ihre viel segment- und gliedmassen-reicheren Verwandten, die Kiemenfüsser alle als Nauplius-Larve das Ei verlassen und dann noch eine längere Larven-Entwicklung durchlaufen, so hat das wohl vor Allem darin seinen Grund, weil hier nur wenige Eier auf einmal hervorgebracht werden, manchmal nur eines, oft nur zwei, selten mehr als ein Dutzend, weil diese Eier dementsprechend mit viel Dotter ausgerüstet sein konnten, und weil schliesslich der kleine, nur sieben bis neun Gliedmassen tragende Körper sehr wohl gleich fertig aus diesem Ei hergestellt werden konnte. Unter sonst gleichen Umständen wird aber die direkte Entwicklung schon deshalb immer ein Vortheil sein, weil dann die Fortpflanzung der jungen Generation um so rascher einsetzen, die Individuenzahl also um so schneller anwachsen kann. Gerade darauf kommt es bei den Wasserflöhen aber besonders an.

Sollten Sie aber weiter fragen, warum denn hier so wenige Eier auf einmal gebildet werden, ob denn diese Thiere keine Feinde besitzen, so wäre darauf etwa zu antworten, dass sie im Gegentheil massenhaft den Fischen und anderen Süsswasserthieren zur Nahrung dienen, dass sie aber den Nachtheil einer sparsamen Eiproduktion auszugleichen wissen, indem sie erstens sich die meiste Zeit hindurch parthenogenetisch fortpflanzen, und andererseits ihre Eier in einem besonderen Brutraum bergen. Das ist nicht nur bei den Sommereiern

der Fall, denen in dem Brutraum zugleich auch Nahrung aus dem Blut der Mutter zugeführt wird (Fig. 70), sondern auch bei den Winter- oder Dauereiern, die in ihm eine schützende Umhüllung (Schale, Ephippium) erhalten.

Bei fast allen Daphniden entwickelt sich das Winterei zu genau dem gleichen fertig ausschlüpfenden Thierchen, wie das Sommerei, obgleich es nach seinem Austritt in den Brutraum nicht mehr ernährt wird. Es bekommt aber eben deshalb mehr Dotter mit, so dass nun der Nahrungsvorrath im Ei selbst genügt, um das Thierchen gleich fertig auszubilden. Nur eine Ausnahme gibt es davon, und diese muss uns in theoretischer Hinsicht ganz besonders interessiren, weil sie deutlicher als irgend eine andere Thatsache zeigt, dass die stärkere oder schwächere Zusammendrängung der Ontogenese von der kombinirten Wirkung der Lebensverhältnisse abhängt. Die grösste der

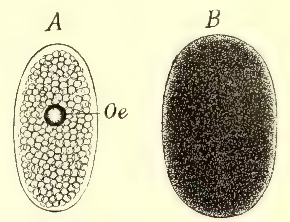


Fig. 70 (wiederholt). Daphnella, *A* Sommerei, *B* Winterei, *Oe* »Öltropfen« des Sommereies.

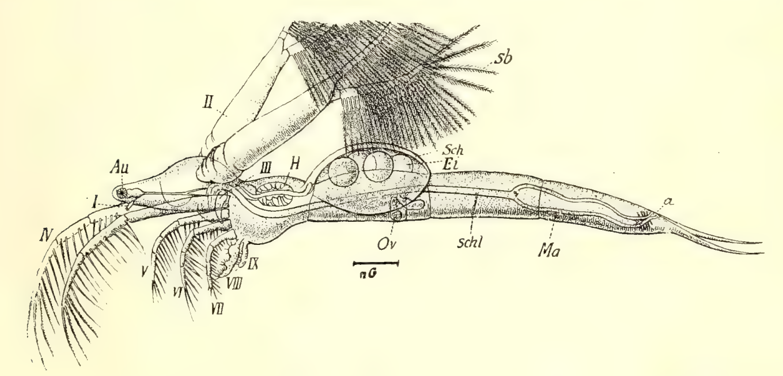


Fig. 110. Die grösste der Daphniden, Leptodora hyalina, mit Sommereiern (*Ei*) unter der Schale (*Sch*); *I—IX* die Gliedmassen, *II* die »Ruderarme« (zweiten Antennen), die bei den Daphniden zeitlebens zweiästige Ruderfüsse bleiben; *ov* Ovarien, *schl* Schlund, *Ma* Magen, *a* After, *H* Herz, *Au* Auge; *nG* natürliche Grösse.

Daphniden, Leptodora hyalina, die krystallklare, etwa 1 cm lange Bewohnerin unserer Seeen (Fig. 110) bildet sich im Sommerei gleich zum fertigen Thier aus, in dem mit relativ wenig Dotter ausgestatteten, frei im Wasser schwebenden Winterei aber nur bis zum Nauplius, der dann als Larve die Metamorphose zum fertigen Thier durchmacht (Fig. 110).

FRITZ MÜLLER schloss aus der Wiederholung der Nauplius-Form in der Ontogenese aller Krebsordnungen, dass die Urform der Krebse ein Nauplius gewesen sein müsse, von welcher aus sich die verschiedenen heutigen Krebsordnungen durch Ansetzen neuer Segmente in sehr verschiedener Zahl und Ausbildung phyletisch entwickelt hätten. Man ist heute insofern anderer Ansicht, als man zweifelt, ob es jemals fortpflanzungsfähige Nauplien gegeben hat. Wenn aber auch die Nauplien von Alters her nur Larvenformen waren, so bleiben sie doch für die Klarlegung der Beziehungen zwischen Phylogenese und Ontogenese gleich bedeutungsvoll; sie sind eben dann die uralte, vorcambrische Larvenform, von der alle heutigen Crustaceen ausgegangen sind. Das bezeugen ausser den schon berührten Thatsachen vor Allem auch diejenigen Crustaceen-Gruppen, welche von dem eigentlichen Kruster-Habitus weit abweichen.

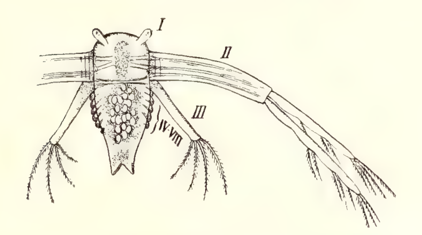


Fig. 111. Nauplius-Larve aus dem Winterei der Leptodora hyalina; nach SARS.

So verlassen die festgewachsenen R a n k e n f ü s s e r (Cirrhipedien) mit ihren muschelähnlichen Schalen, ihrem weichen ungegliederten Körper und verkümmerten Kopf und ihren zwölf Strudelfüssen das Ei als Nauplius-Larve. In viel höherem Grade aber weichen jene merkwürdigen Schmarozer von Taschenkrebsen und Einsiedlerkrebsen vom Typus der übrigen Crustaceen ab, die wie ein Sack oder eine ungestalte wurstförmige weiche Masse am Hinterleib ihres Wirthes festhängen, eingewachsen in sie mittelst feiner wurzelartiger blasser Fäden durch die sie das Blut ihres Opfers saugen (Fig. 112 *C Sacc*). Sie zeigen weder Kopf, noch Brust, noch Hinterleib, nicht einmal irgend eine Andeutung von Segmentirung, keinerlei Gliedmassen, weder Fühler noch Mundtheile, noch Schwimmfüsse. Dennoch sind sie Crustaceen, ja wir können sogar mit Sicherheit sagen, dass sie der Ordnung der Rankenfüsser angehören, denn — sie verlassen das Ei in der Form einer Nauplius-Larve (*A*), und zwar einer solchen mit »Hörnern« an ihrem Panzer, wie sie ausser ihnen nur die Rankenfüsser noch besitzen. Dass sie mit diesen e i n e s Stammes sind, beweist auch ihre weitere Entwicklung, denn der Nauplius wächst hier zunächst, wie bei den eigentlichen Rankenfüssern, zu einer »Cyprisähnlichen Larve (*B*)« heran, so genannt, weil sie eine gewisse Ähnlichkeit mit Muschelkrebschen der Gattung Cypris hat, und erst von

da ab geht ihre Entwicklung getrennte Wege; die Cypris-ähnliche Larve der ächten Rankenfüsser setzt sich mit ihren Fühlern irgendwo fest, wächst an und wandelt ihren Körper zu dem des fertigen Cirrhipeds um, die Cypris-ähnliche Larve aber der Wurzelkrebse bohrt sich unter völligem Verlust ihrer Füsse, ihrer Gliederung und ihres Chitinpanzers in das Innere eines Einsiedlerkrebses oder einer Krabbe ein, in dem sie dann heranwächst, und sich in das oben beschriebene sackförmige Wesen umwandelt. Erst nach längerer Zeit bricht dieses wieder nach aussen durch und hängt nun dem Hinterleib des Wirthes

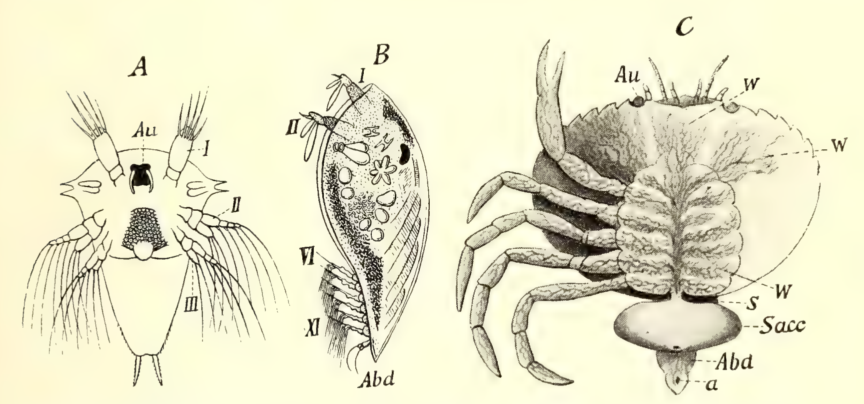


Fig. 112. Entwicklung des Schmarozer-Krebses Sacculina carcini nach R. Hertwig. *A* Nauplius-Stadium, *Au* Auge, *I, II, III* die drei Gliedmassenpaare. — *B* Cypris-Stadium, *VI—XI* die Schwimmfüsse. — *C* Reifes Thier (*Sacc*), eingesenkt in seinen Wirth, die Krabbe Carcinus maenas mit seinem die Eingeweide umspinnenden Geflecht von feinen Wurzel-Ausläufern (*w*); *s* Stiel, *sacc* Leib des Schmarozers, *oe* Öffnung seiner Bruthöhle, *Abd* Abdomen der Krabbe.

an (Fig. 109, *C*, *sacc*), sich ernährend vom Blute desselben, das es mittelst zahlreicher feiner Wurzeln (*W*, *W*) ihm aussaugt.

Wir werden aus Alledem schliessen dürfen, dass gewisse Cirrhipedien längst vergangener Zeiten sich als Cypris-Larven der schmarozenden Lebensweise ergeben und dabei allmälige, immer weiter gehende Anpassungen an diese Lebensweise erlitten haben, die sie zuletzt zu den sonderbaren Wesen umgestalteten, als welche sie im geschlechtsreifen Zustand uns heute entgegentreten.

Ähnlich verhält es sich bei den zahlreichen Fisch-Parasiten aus der Ordnung der Ruderfüsser. Sie alle kommen als Nauplius-Larve aus dem Ei, auch wenn sie später durch Anpassung an das Schmarozerleben noch so stark verändert werden, und bei ihnen haben wir heute noch in den fertigen Thieren eine ganze Reihe von Umbildungs-

graden nebeneinander vor uns, denn manche Arten, wie Ergasilus, unterscheiden sich von freilebenden Ruderfüssern nur durch die Umbildung ihrer Kiefer zu Stech- und Saugorganen und durch Umwandlung des einen Fühlerpaars zu Klammerhaken, mittelst deren sie sich den Fischen anhängen. Bei anderen Arten geht die Rück- und Umbildung weiter; die Fühler, das Auge, die Gliedmassen verkümmern mehr oder weniger, und oft sehr sonderbare Haftorgane bilden sich aus in der Gestalt von Haken, einem geknöpften Doppelarme, oder auch förmlichen Saugnäpfen. Bei mehreren Arten geht die Rück- und Umbildung soweit, dass auch die Gliederung des Rumpfes völlig verschwindet (Lernaeocera u. A.), und das weiche, farblose Thier eher einem Eingeweidewurm als einem Kruster gleicht. Bei allen diesen dem Schmarozerleben angepassten Arten aber sind stets nur die reifen Thiere dergestalt abgeändert, vorher aber werden von jedem derselben eine Reihe von Stadien durchlaufen, die denen der frei lebenden Ruderfüsser ganz ähnlich sind, beginnend mit dem Nauplius und endend mit dem sog. Cyclops-Stadium, d. h. einer Entwicklungsform, welche Fühler, Augen und Ruderfüsse besitzt, ähnlich den Ruderfüssern unserer Süsswasserformen der Gattung Cyclops.

Also auch hier die Wiederholung einer Reihe phyletischer Entwicklungsstufen in der Ontogenese, ehe die reife Form angenommen wird. Warum diese Stufen beibehalten wurden, ist leicht zu sehen, denn wie sollte ein Thier, das schon als wurmförmige Lernaeocera aus dem Ei käme, einen neuen Fisch auffinden, der ihr als Wirth diente? und doch können diese Parasiten unmöglich Generation auf Generation auf demselben Fisch schmarozen. Um die Existenz der Art zu sichern, war es also unerlässlich, dass mindestens doch die Jugendstadien die Fähigkeit zu schwimmen beibehielten, d. h. mit anderen Worten, dass die frei beweglichen Vorfahrenstufen in der Ontogenese beibehalten wurden. In allen diesen Fällen ist es also unzweifelhaft, dass die Keimesgeschichte eine Reihe von Stadien der Stammesgeschichte wiederholt, wenn auch nicht ganz unverändert, sondern den jetzigen Lebensbedingungen angepasst, z. B. also mit kürzeren Fühlern, kleineren Augen und mit blos vier statt der fünf sonst üblichen Schwimmfüsse u. s. w. Das Umherschwimmen zur Aufsuchung eines Wirthes scheint bei diesen Thierchen nicht lange zu dauern, die Fische leben ja meist in Mehrzahl zusammen, und so brauchen die jungen Schmarozerkrebse keine weiten Reisen zu unternehmen, um Unterschlupf zu finden.

Bemerkenswerth ist es dabei, dass die männlichen Schmarozer-

krebse nicht nur stets viel kleiner als die weiblichen sind (Fig. 113), sondern auch viel weniger verändert und den Stammformen freilebender Ruderfüsser viel ähnlicher. Sie besitzen meist kleine, aber wohl entwickelte Schwimmfüsse, suchen mittelst deren die Weibchen auf und sterben nach vollzogener Begattung. Sie sind also gar keine sessilen Parasiten und haben deshalb auch die Stadien der freilebenden Ruderfüsser viel vollständiger zu durchlaufen, als die Weibchen, denen die Aufgabe zufällt, durch Saugen von Fischblut möglichst viel Stoff zur Eibildung in sich anzusammeln und eine möglichst grosse Zahl von Eiern zu liefern. Die Letzteren übertreffen denn auch an Fruchtbarkeit weitaus die freilebenden Ruderfüsser, wie schon die beiden oft enorm langen Eiersäckchen zeigen, die an ihrem Hinterende ihnen anhängen (Fig. 113, *ei*).

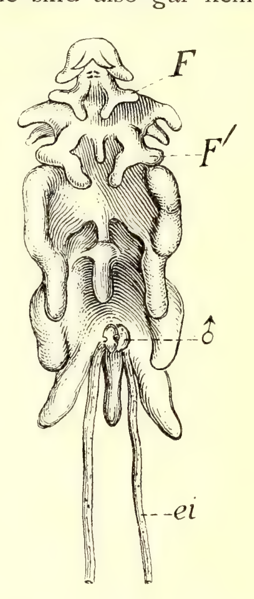


Fig. 113. Die beiden Geschlechtsthiere des Schmarozerkrebses Chouthracanthus gibbosus, etwa sechsfach vergrössert nach Claus. Die grosse und Hauptfigur ist das mit sonderbaren stumpfen Fortsätzen versehene Weibchen, an dessen Geschlechtsöffnung bei ♂ ein zwerghaftes Männchen sitzt. *F* u. *F'* die beiden Fusspaare, *ei* die hier abgeschnitten dargestellten Eierschnüre.

Auch bei den höheren Krebsen, den sog. Malacostraken zeigt uns die Keimesgeschichte nicht selten einen grösseren oder geringeren Theil der Stammesgeschichte noch völlig deutlich erhalten.

Allerdings gibt es, wie wir vorhin feststellten, nur wenige unter den höheren Krebsen, welche als Nauplius das Ei verlassen, bei den meisten ist das Nauplius-Stadium in die Embryogenese gerückt, und die meisten Krabben und Einsiedlerkrebse verlassen das Ei in einer höheren Larvenform, der sog. Zoëa (Fig. 114). Unter diesem Namen versteht man eine Larve, die schon zwei Hauptabschnitte des Körpers aufweist, ein Kopfbruststück (Cephalothorax, *Cph*) und einen Hinterleib (Abdomen, *Abd*). Häufig zeigt sich der Cephalothorax mit sonderbaren langen Stacheln (*st*) ausgerüstet, und immer trägt er fünf bis acht Paar Gliedmassen, vorn Antennen (*I*, *II*), dann Kiefer (*III*), weiter hinten Schwimmfüsse (*IV*, *V*) und hinter diesen erkennt man schon die Anlage der später noch frei hervorwachsenden weiteren Füsse (*VI*—*XIII*), während grosse facettirte und gestielte Augen (*Au*) dem Kopftheil ansitzen. Diese Zoëa-Form scheint heute nicht mehr

als reife Krusterform vorzukommen, wir können also auch nicht mit Sicherheit behaupten, dass sie in früheren Erdperioden als reifes Thier gelebt habe; eine zweite, noch komplizirtere Larvenform der höheren Krebse aber ist uns heute noch in einer Gruppe von Meereskrustaceen erhalten, den »Spaltfüssern« oder Schizopoden. Es sind Krebse, die zwar klein sind, aber sich doch in ihrer äusseren Erscheinung unserem Flusskrebs schon nähern, nur dass sie statt der zehn Wandelfüsse zweiästige Ruderfüsse besitzen, mittelst deren sie sich schwimmend im Meere bewegen. Die Zahl dieser Spaltfüsse ist sogar noch grösser als zehn, es sind deren bis sechzehn (Fig. 109, *D*, p. 185, *VI—XIII*). In den Aquarien des zoologischen Instituts zu Neapel kann man oft diese zierlichen Thierchen in grösseren Gesellschaften hin und her schwimmen sehen. Hier interessiren sie uns deshalb, weil ihr Bau in der Ontogenese der höchsten Krebse, der Dekapoden oder Zehnfüsser, vorkommt, weil also das phyletische Stadium der Spaltfüsser hier als ontogenetisches Stadium auftritt, und zwar nahe vor der letzten Umwandlung der Larve zum reifen Thier. So verhält es sich wenigstens bei den meisten Meeres-Dekapoden, bei allen, deren Entwicklung nicht vollständig innerhalb des Eies abläuft, sondern welche als Zoëa-Larve das Ei verlassen oder wie Peneus Potimirim gar als Nauplius. Bei der letzten Art (Fig. 109) enthält also die Ontogenese zum mindesten drei Stadien, welche, wenn auch nicht alle als reife Formen, so doch als uralte Larvenformen seit undenklichen Zeiträumen bereits auf der Erde gelebt haben müssen, das Stadium des Nauplius (Fig. 105, *A*), das der Zoëa (Fig. 105, *B* u. *C*) und das des Schizopoden (Fig. 105, *D*); erst aus diesem geht dann der völlig ausgebildete zehnfüssige Krebs hervor (Fig. 105, *E*).

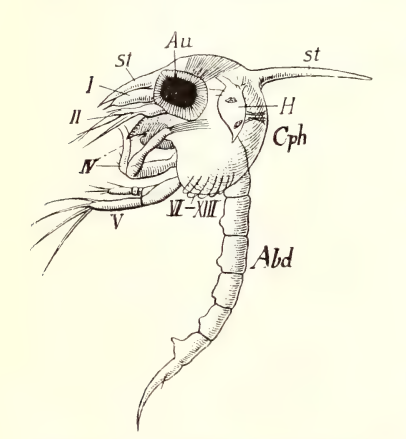


Fig. 114. Zoë-Larve einer Krabbe nach R. Hertwig. *I—IV* die schon in Gebrauch befindlichen vorderen Gliedmassen, Antennen, Kiefer und Schwimmfüsse; *VI—XIII* Anlage der folgenden Gliedmassen des Cephalothorax (*Cph*); *Abd* Abdomen; *st* Stacheln des Panzers.

Wir werden also mit Recht sagen dürfen, dass sich hier die Stammesentwicklung in der individuellen Entwicklung wiederholt, wenn auch zusammengezogen, also gekürzt, und zwar dies um so mehr, je

zahlreichere Stadien der phyletischen Entwicklung innerhalb des Eies durchlaufen werden, denn im Ei können die verschiedenen Stadien sich viel unmittelbarer und rascher auseinander hervorbilden, als in einer Metamorphose freilebender Larven, die sich doch das Stoff-Material zu ihrem weiteren Wachsthum und ihrer Umwandlung erst selbst erwerben müssen, während dem Ei im Dotter eine Stoffmenge gleich mitgegeben ist, die genügt, um eine ganze Reihe von Stadien auseinander hervorgehen zu lassen.

Aus diesem Grunde kann es auch nicht ausbleiben, dass die scharfe Ausprägung der phyletischen Stadien sich mehr und mehr verliert, sobald dieselben aus Larven-Stadien zu Stadien der Embryogenese umgewandelt werden. Denn erstens ist diese scharfe Ausprägung, z. B. also der Stachelbesatz der Zoëa-Larven, oder ihre Schwimmborsten an den Ruderfüssen, oder die für bestimmte Arten charakteristische Gestalt des Thorax oder Abdomens u. s. w. auf das freie Leben berechnet und wird werthlos als Stadium des Embryo, und zweitens muss bei der Hereinziehung freier Larven-Stadien in die Embryogenese eine möglichste Verdichtung und Abkürzung der Stadienfolge angestrebt werden, welche nur auf einer fortgesetzten gegenseitigen Anpassung der embryonalen Theile aneinander unter Abstossung alles und jedes Überflüssigen stattfinden kann, sonst würde die Hereinziehung freier Stadien in die Embryogenese keinen Vortheil bedeuten, sondern eine durchaus nachtheilige Verlängerung der Entwicklung.

Wir werden also nicht erwarten dürfen, in irgend einer Embryogenese die Stadien der Phylogenese nahezu unverändert vorzufinden, so etwa, wie wir den Nauplius, die Zoëa oder die Mysis in der Larvenentwicklung der Dekapoden vorgefunden haben. Wenn ich Ihnen vorhin sagte, dass bei den Wasserflöhen (Daphniden) und anderen Krustern ohne Metamorphose das Nauplius-Stadium noch immer durchlaufen werde, aber im Ei und als Embryonal-Stadium, so ist das zwar völlig richtig, aber einen solchen embryonalen Nauplius dürften Sie nicht aus seiner Eischale befreien und ins Wasser setzen, er würde darin sehr bald durch die Einwirkung des Wassers auf die zarten Embryonalzellen seines Körpers quellen und zerstört werden. Und selbst wenn wir davon absehen, so hat er doch noch keine harte und resistente Chitinhaut, noch keine ausgebildeten Gliedmassen, sondern nur die stummelförmigen plumpen Anlagen derselben ohne Schwimmborsten, ohne funktionsfähige Muskeln und könnte sich also nicht bewegen. Er ist trotzdem ein Nauplius mit allen

typischen Merkmalen desselben, nur eben kein fertiger, lebensfähiger Nauplius, sondern gewissermassen das Schema eines solchen, soweit dasselbe in der Embryogenese beibehalten werden musste, damit sich die späteren Stadien daraus hervorbilden konnten.

Sollen wir nun deshalb sagen, der Satz von der Wiederholung der Phylogenese in der Ontogenese sei falsch? Das Nauplius-Stadium des Embryo sei gar kein ächter Nauplius? Das hiesse doch wohl, die Genauigkeit über das zuträgliche Mass hinaus treiben, denn es würde uns den Einblick in den ursächlichen Zusammenhang zwischen Phylogenese und Ontogenese verschleiern, der doch — wie Sie gesehen haben — unzweifelhaft besteht.

HÄCKEL hat wenige Jahre nach F. MÜLLER's Schrift »Für DARWIN« den Gedanken des Letzteren weiter verarbeitet und in umfassender Weise angewendet. Er hat ihn unter dem Namen des »biogenetischen Grundgesetzes« formulirt und dieses »Gesetz« dann dazu benutzt, um aus der Ontogenese der Thiere, besonders auch des Menschen die Entwicklungsbahn zu erschliessen, welche die heutige Art in der Erdgeschichte durchlaufen hat. Dabei war grosse Vorsicht nöthig, denn da die Ontogenese keine wirkliche, einfache unveränderte Wiederholung der Phylogenese ist, sondern eine zum mindesten »gekürzte«, in den meisten, nach meiner Überzeugung sogar in allen Fällen eine stark veränderte Wiederholung, so kann nicht ohne Weiteres jedes ontogenetische Stadium auch als Vorfahren-Stufe genommen werden, sondern es müssen die Thatsachen dabei zu Rathe gezogen werden, welche uns andere Wissensgebiete zur Beurtheilung solcher Fragen an die Hand geben, vor Allem die vergleichende Morphologie und die ganze vergleichende Embryogenese und Ontogenese.

HÄCKEL war sich auch dieser Schwierigkeiten wohl bewusst und betonte dieselben wiederholt, indem er hervorhob, dass schon durch die Abkürzung der Entwicklung zur Embryogenese eine »Verwischung« der phyletischen Entwicklungsstufen gesetzt werde, durch nachträgliche Anpassung aber einzelner ontogenetischer Stadien an neue Lebensbedingungen geradezu »Fälschungen«. Er unterschied deshalb zwischen »Palingenese«, d. h. einfacher, wenn auch gekürzter Wiederholung der Stammesgeschichte und »Cenogenese«, d. h. Veränderung der Stammesgeschichte durch nachträgliche Anpassung einzelner oder vieler Stadien an neue Lebensbedingungen. Als Beispiel von cenogenetischer Abänderung führe ich Ihnen die Puppen der Schmetterlinge an. Diese können, da sie weder Nahrung aufnehmen,

noch sich von der Stelle bewegen, niemals reife Thierformen gewesen sein, also auch nicht selbstständige Vorfahren der heutigen Schmetterlinge; sie sind vielmehr entstanden durch die immer mehr zunehmende Differenz zwischen dem Bau der Raupe und dem des Schmetterlings. Ursprünglich, d. h. bei den ältesten fliegenden Insekten, konnte das reife Thier während des Heranwachsens seiner Larve allmälig derart in und an derselben vorbereitet werden, dass es zuletzt nur noch einer Häutung bedurfte, um die inzwischen unter der Haut hervorgewachsenen Flügel zu entfalten und das vollendete Insekt in allen seinen Theilen fertig hervortreten zu lassen. So ist es ja heute noch bei den Heuschrecken und Wanzen. Aber bei diesen weicht eben auch die Lebensweise der Larve von der des fertigen Insektes nicht oder kaum ab, und der Hauptunterschied zwischen beiden beruht auf dem Fehlen der Flügel in der Larve. Wenn aber nun das fertige Thier sich ganz anderen Lebensbedingungen anpasste, als die Larve, wie solches bei den Nektar-saugenden und ganz auf den Flug berechneten Schmetterlingen oder Bienen der Fall war, während die Raupen sich immer ausschliesslicher der intensiven Ernährung von Blättern und anderen Pflanzentheilen, und dem wenig beweglichen Leben auf Pflanzen anpassten, so gingen die beiden Entwicklungsstufen schliesslich dem Bau nach soweit auseinander, dass sie nicht mehr durch eine einzige Häutung ineinander übergeführt werden konnten, sondern dass eine Ruhepause zwischen sie eingeschoben werden musste, während deren nun die Umgestaltung des Körpers erfolgen konnte. So entstand das Stadium der ruhenden, nicht mehr Nahrung aufnehmenden Puppe, eine »cenogenetische« Umwandlung des letzten Larvenstadiums, keine Wiederholung einer Vorfahrenform, sondern ein Stadium, das der stark verschiedenen Anpassungen des Anfangs- und der Endstadien halber in die Ontogenese eingeschoben wurde, oder besser »sich einschob«.

Das ist ein durchaus klarer Begriff, und die HÄCKEL'sche Unterscheidung von Palingenese und Cenogenese ist somit unzweifelhaft gerechtfertigt.

Ganz etwas Anderes ist es, ob wir im Stande sind, die Entscheidung, ob ein bestimmtes Stadium oder Organ palingenetisch oder cenogenetisch entstanden ist, immer mit Sicherheit zu geben, wie im Fall der Insektenpuppe, oder doch wenigstens mit einiger Wahrscheinlichkeit, und da müssen wir zugeben, dass dies in zahlreichen, vielleicht sogar den meisten Fällen nicht möglich ist. Vor Allem schon deshalb, weil eine reine Palingenese überhaupt kaum noch

vorkommen wird; verändert mussten die Vorfahren-Bilder immer werden, wenn sie in die immer stärker sich kürzende Ontogenese späterer Nachfahren zusammengedrängt werden sollten, ganz besonders, wenn sie in die Embryogenese einbezogen wurden. Dabei mussten sie nicht nur beträchtlich verkürzt, und wie ich oben darlegte, durch Zusammenpassung der einzelnen in Ausbildung begriffenen Theile aneinander verändert werden, sondern es wurden auch zeitliche Verschiebungen der embryonalen Theile und Organe nothwendig, wie besonders die trefflichen Untersuchungen der neuesten Zeit, wie wir sie OPPEL, MEHNERT und KEIBEL verdanken, mit aller Klarheit bewiesen haben. Ein Vor- oder ein Zurückrücken der einzelnen Organe tritt ein — wie es scheint bedingt durch die ab- oder zunehmende Bedeutung, die das betreffende Organ im fertigen Zustand annimmt; denn im Laufe der Phylogenese kann sich Alles verändern, nicht nur kann sich dem Ende der Ontogenese ein neues, etwas verändertes, oft auch noch komplizirteres Stadium anschliessen, sondern auch jedes der vorhergehenden Stadien kann sich selbstständig verändern, sobald dies durch Veränderung der Beziehungen zu den anderen Stadien oder Organen verlangt wird. Anpassung wird auf jedem Stadium und für jeden Theil durch Selektionsprozesse bewerkstelligt, denn alle Theile gleicher Ordnung kämpfen unausgesetzt miteinander, von den niedersten Lebenseinheiten an, den Biophoren, bis zu den höchsten hinauf den Personen. Wenn man bedenkt, dass doch im Laufe jeder phylogenetischen Arten-Reihe immer eine Anzahl von Organen überflüssig wird und in Folge dessen zu schwinden beginnt, so versteht man, wie starke Veränderungen in der ontogenetischen Zusammenziehung einer solchen Reihe phyletischer Stadien allmälig sich einstellen muss, denn alle nicht mehr gebrauchten Organe werden allmälig mehr und mehr in der Ontogenese zurückgedrängt, bis sie zuletzt ganz aus ihr verschwunden sind. Während aber die Anlagen solcher »Rudimente« immer kürzere Zeit hindurch noch in der Ontogenese mitspielen, bilden sich andere neue Erwerbungen immer stärker aus, und so müssen im Laufe der Phylogenese zahlreiche zeitliche Verschiebungen der einzelnen Theile und Organe der Ontogenese die Folge sein, so dass es schliesslich nicht mehr möglich ist, ein bestimmtes Stadium der Embryogenese einer Art einem bestimmten Vorfahrenbild zu vergleichen, nur die Stadien einzelner Organe lassen sich einander parallelisiren.

Wir sollten aber deshalb nicht das Kind mit dem Bad ausschütten und daraus schliessen, dass es ein »biogenetisches Gesetz«, eine

Wiederholung der Phylogenese in der Ontogenese nicht gäbe. Eine solche gibt es nicht nur, sondern die Ontogenese ist nichts Anderes — ganz wie F. MÜLLER und HÄCKEL es schon gesagt haben — als eine Wiederholung der Phylogenese, wenn auch eine solche mit starken Veränderungen der meisten Stadien, mit zahllosen Ausschaltungen und Einschaltungen, Zusätzen und Verschiebungen der Organstufen nach Zeit und Ort. Es wäre eine arge Täuschung, wenn man aus der Thatsache dieser vielseitigen Veränderungen den ganzen Satz von der Wiederholung der Phylogenese in der Ontogenese für hinfällig oder doch werthlos erklären wollte. Wenn man ihn freilich nur dazu gebrauchte, mittelst seiner die Stammesgeschichte einer Art aus seiner Keimesgeschichte abzulesen, so liesse sich verstehen, wie man in gar manchen Fällen zu einem solchen Verzweiflungs-Ausspruch kommen konnte, aber ich denke, in erster Linie handelt es sich doch hier um einen Einblick in die Entstehungsgeschichte der Ontogenese, und da kann es einem Zweifel nicht unterliegen, dass dieselbe auf keinem anderen Grund sich aufgebaut haben kann, als dem der Stammesgeschichte: nur von dem, was schon da und gegeben war, konnte das Neue ausgehen, und Alles in der Ontogenese, nicht nur die den fertigen Vorfahren-Bildern einigermassen noch entsprechenden, palingenetischen Stadien, sondern auch die cenogenetischen, wie z. B. das vorhin erörterte Puppenstadium, sind historisch entstanden, Nichts unvermittelt, Alles im Anschluss an das schon Vorhandene. Das erste Vorhandene aber waren stets die Stufen der Vorfahren-Bilder.

Es ist ja sicherlich äusserst werthvoll, immer tiefer in die Entwicklungsgeschichte einzudringen, und immer genauer die Veränderungen kennen zu lernen, welche in ihr mit dem ursprünglich gegebenen Material der Ahnenformen vor sich gegangen ist, aber man darf darüber nicht vergessen, dass trotz aller Umgestaltungen immer noch so Vieles aus der Stammesgeschichte in sehr erkennbarer Andeutung in der Keimesgeschichte erhalten geblieben ist, dass sie uns stets eine höchst wichtige Quelle für die Erschliessung des phyletischen Entwicklungsganges einer Thiergruppe bleiben wird. Ich gebe zu, dass man nicht selten mit allzu grosser Sicherheit diese Schlüsse gezogen hat, aber wenn man auch die Ansicht HÄCKEL's nicht als sicher begründet ansieht, welcher in der Ontogenese des Menschen 14 verschiedene Vorfahrenstufen erkennt, ein Protisten-Stadium, ein Gasträaden-Stadium, ein Prochordonier-, ein Akranier-, ein Cyklostomen-, ein Fisch-Stadium u. s. w., so muss man doch anerkennen, dass die

einzelligen Stadien der Ontogenese, mit welcher heute noch die Entwicklung jedes Menschen beginnt, ohne Zweifel auch das Bild eines Vorfahren wiederholen, wenn auch stark abgeändert; denn von Einzelligen müssen wir abstammen. Das Wesentliche dieses Vorfahrenstadiums ist also in der Ontogenese wirklich erhalten, und nur das Spezielle, gewissermassen Zufällige, d. h. die Anpassung an die speziellen Existenzbedingungen sind verändert worden.

Man hat gemeint, der Satz von der Wiederholung der Phylogenese in der Ontogenese sei schon dadurch widerlegt, dass ja das ontogenetische Stadium immer die Anlage zu den späteren Stadien bereits in sich enthalten müsse, die seit dem entsprechenden phylogenetischen Stadium noch hinzugekommen seien. Nun enthält das Ei und die Samenzelle des Menschen ja gewiss, wenn auch in einer für uns nicht direkt erkennbaren Form die sämmtlichen Determinanten des fertigen menschlichen Körpers, aber das ändert so wenig ihr Wesen als Zelle, wie die spezielle Form der Eizelle oder des Samenfadens; auf das Wesentliche kommt es bei dieser Vergleichung an, nicht auf das Nebensächliche. Ebensowenig kann ich dem Argument HENSEN's beipflichten, wenn er den »Satz von der Wiederholung« deshalb für unrichtig erklärt, weil der thatsächliche Gang der Ontogenese zugleich auch der »richtigste und einzig mögliche« sei, der, ganz abgesehen von aller Vorgeschichte, eben eingeschlagen werden musste. Gewiss ist der thatsächliche Weg auch der »richtigste« und der unter den gegebenen Umständen allein mögliche, aber das schliesst den Satz von der Wiederholung nicht aus — sondern ein, denn die Ontogenese konnte zu keiner Zeit von einer tabula rasa ausgehen, sondern immer nur von dem geschichtlich Gegebenen.

Ich will nicht alle die HÄCKEL'schen Vorfahrenstadien des Menschen im Einzelnen darauf untersuchen, wie weit sie aus der Ontogenese mit mehr oder weniger Wahrscheinlichkeit abzulesen sind; dass der Mensch im Allgemeinen aber etwa diesen Entwicklungsgang durchlaufen hat, wird man annehmen dürfen, auch wenn man zugibt, dass viele dieser Stadien heute nicht mehr als geschlossene Stadien des Ganzen in der Ontogenese vorhanden sind, sondern nur noch als Stadien einzelner Organe oder Organgruppen. So mag man immerhin bestreiten, dass es ein Fischstadium der menschlichen Entwicklung heute noch gebe, aber nicht bestreiten kann man, dass die Anlage von »Kiemenbogen« und »Kiemenspalten«, wie sie einem Stadium der menschlichen Ontogenese eigenthümlich sind, mit grosser Sicherheit darauf schliessen lassen, dass wir fischartige Vorfahren besessen haben.

Da wir nun einmal wissen, dass die Herstellung einer Embryogenese mit mannichfachen zeitlichen Verschiebungen der Organanlagen verbunden ist, so sollten wir um so mehr Gewicht der Entwicklungsgeschichte der einzelne Theile und Charaktere zuwenden, in welcher häufig die Phylogenese klarer zu erkennen ist, als in dem Gesammtbild des Stadiums, aus welcher wir also sicherlich bedeutungsvolle Gesetze ablesen können.

Schon 1873 hat WÜRTEMBERGER die fossilen Ammoniten nach dieser Richtung hin untersucht. Es handelte sich damals noch mehr um Beweise für die Descendenzlehre im Allgemeinen, und es war dies der erste Fall, in dem es gelang, ganze phyletische Umwandlungsreihen von Arten nachzuweisen, abgelagert übereinander in einer entsprechenden Reihe von Erdschichten, und verbunden durch dazwischen liegende Übergangsformen. Beim Studium dieses interessanten und in sehr zahlreichen Exemplaren zu Gebote stehenden Materials zeigte es sich nun, dass die Veränderungen, welche an der spiralig aufgerollten Schale im Laufe der Zeiten aufgetreten sind, zuerst an der letzten Windung erschienen, und sich dann in späterer Zeit auch auf die vorhergehende Windung und die noch jüngeren Windungen der Schale fortsetzten, während nun auf der letzten Windung sich nicht selten wieder ein neuer Charakter zeigte. So rückten z. B. Höcker auf der Schale im Laufe der Phylogenese von der letzten Windung zunächst auf die zweitletzte zurück, noch später auf die drittletzte u. s. w., während gleichzeitig auf der letzten Windung sich die Höcker zu Stacheln umgestalteten. Mit anderen Worten: die neuen phyletischen Erwerbungen fügten sich hier erst beim reifen Thier (der letztgebildeten Windung der Schale) ein, rückten aber dann in der Ontogenese in dem Masse auf jüngere Stadien zurück, als neue Umgestaltungen des reifen Thieres eintraten, also eine Hereinziehung der phyletischen Erwerbungen des reifen Thiers immer tiefer in die Keimesgeschichte der Art hinein.

Ich habe in denselben siebenziger Jahren ähnliche Ergebnisse an lebenden Arten erhalten, als ich die Ontogenese der Zeichnungen auf der äusseren Haut gewisser Schmetterlingsraupen festzustellen suchte, und auch davon möchte ich Ihnen einen kurzen Bericht geben.

In einer der ersten Vorlesungen haben wir von den Schutz- und Trutzfärbungen der Raupen überhaupt, und insbesondere auch von denen der Schwärmer oder Sphingiden-Raupen gesprochen. Ich zeigte Ihnen, dass diejenigen nackten Raupen, welche auf Kräutern mitten im Gras oder am Gras selbst leben, häufig nicht nur grün

wie frische Grasstengel oder gelblichgrau wie trockne sind, sondern dass alle grösseren dieser Raupen ausserdem noch helle, meist weissliche Längslinien aufweisen, welche durch Nachahmung der scharfen Lichtreflexe auf den Grasstengeln die Ähnlichkeit mit diesen noch mehr erhöhen. Wir sprachen auch von den hellen oder mit Roth oder Lila bis Blau gesäumten Schrägstreifen vieler grosser grüner Schwärmerraupen, welche auf Bäumen und Büschen leben, und deren Ähnlichkeit mit den Blättern derselben eben durch diese Nachahmung der Seitenrippen des Blattes gesteigert wird; schliesslich erwähnten wir noch der Ekel- oder Widrigkeitsfärbungen, als welche nicht nur grelle Farbenkontraste, sondern auch besonders auffallende Zeichnungselemente, z. B. helle Ringflecke auf dunkelm Grund zu betrachten wären. Diese verschiedenen, die Raupe vor ihren Feinden schützenden Färbungselemente finden sich nun meist erst in der heranwachsenden Raupe, nicht schon in dem kleinen Räupchen, wie es aus dem Ei schlüpft, und die Entwicklung der Zeichnung im Einzelleben zeigt uns deutlich, dass auch die Phylogenese der Zeichnung mehr oder weniger deutlich in der Ontogenese enthalten ist.

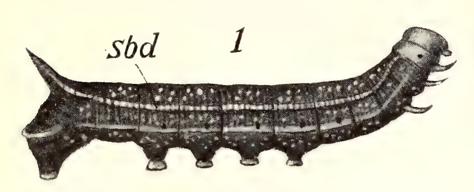


Fig. 115. Raupe des Taubenschwanz-Schwärmers, Macroglossa stellatarum. *scd* die Subdorsal-Linie.

Es sind drei verschiedene Zeichnungselemente, welche bei den Sphingiden-Raupen vorkommen: die Längsstreifung, die Schrägstreifung und die Fleckenzeichnung.



Fig. 3 (wiederholt). Erwachsene Raupe des »Abend-Pfauenauges«, Smerinthus ocellata. *sb* Subdorsalstreif.

Die Längsstreifung findet sich rein und unvermischt heute nur bei wenigen Arten, z. B. bei der Raupe des sog. »Taubenschwänzchens«, Macroglossa stellatarum (Fig. 115), bei welcher eine weisse Längslinie hinten am Schwanzhorn beginnend an jeder Seite des Körpers als »Subdorsalstreif« bis zum Kopf hinzieht (*sbd*). Zusammen mit noch zwei anderen ähnlichen Streifen bewirkt derselbe, dass die ziemlich grosse Raupe zwischen Gras und Kräutern, zwischen denen sie ausruht, gut vor Entdeckung geschützt ist.

Die Schrägstreifung findet sich als einziges Zeichnungselement

bei solchen Arten, welche an den grösseren mit starken Seitenrippen versehenen Blättern von Büschen und Bäumen, an Weiden, Pappeln, Eichen, Liguster, Syringen u. s. w. leben, und auch sie werden durch ihre Zeichnung in Verbindung mit dem Blattgrün ihrer Färbung vor Entdeckung in hohem Grade geschützt (Fig. 3, p. 200).

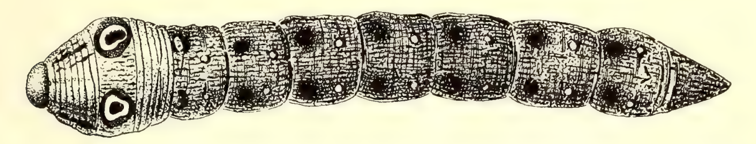


Fig. 4 (wiederholt). Erwachsene Raupe des Weinschwärmers, Chaerocampa Elpenor, in Trutz-Stellung.

Das dritte Zeichnungselement, die Fleckenzeichnung tritt in verschiedener Gestalt bei den Arten der Gattungen Deilephila und Chaerocampa auf, und ist von verschiedener biologischer Bedeutung; bei manchen Arten wirken die Flecke als Widrigkeitszeichen, indem sie die Raupe auffallend und weit sichtbar machen (Deilephila Galii, Fig. 117),

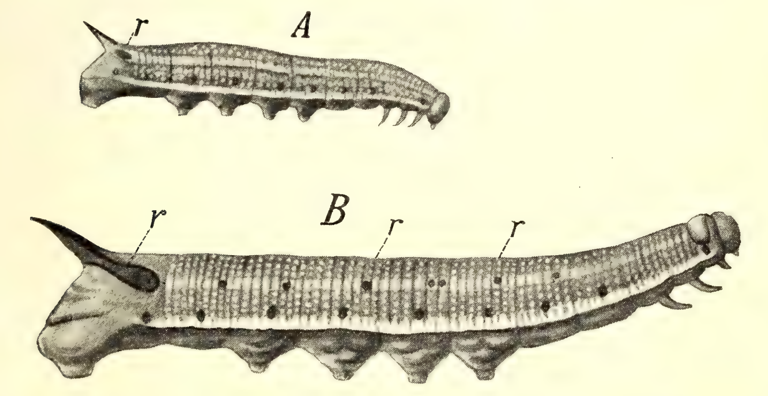


Fig. 8 (wiederholt). Raupe des Sanddorn-Schwärmers, Deilephila Hippophaes. *A* Stadium III, *B* Stadium V. *r* Ringfleck.

bei anderen ahmen sie die Augen eines grösseren Thieres nach und wirken als Schreckzeichen, wie wir früher besprochen haben (Fig. 4), in noch anderen selteneren Fällen erhöhen auch sie die Ähnlichkeit der Raupe mit ihrer Nahrungspflanze, indem sie Theilen derselben, z. B. den rothen Beeren des Sanddorns gleichen (Deilephila Hippophaes, Fig. 8 *r*).

Alle drei Zeichnungselemente besitzen also einen biologischen Werth, schützen das weiche, leicht verletzbare Thier in irgend einer Weise, und von zweien derselben mindestens leuchtet es ein, dass sie am Ende der ganzen Raupenentwicklung entstanden sein müssen, da sie nur in dem herangewachsenen Thier wirken können, bei der jungen Raupe aber werthlos sein würden. Die Schrägstreifung macht die

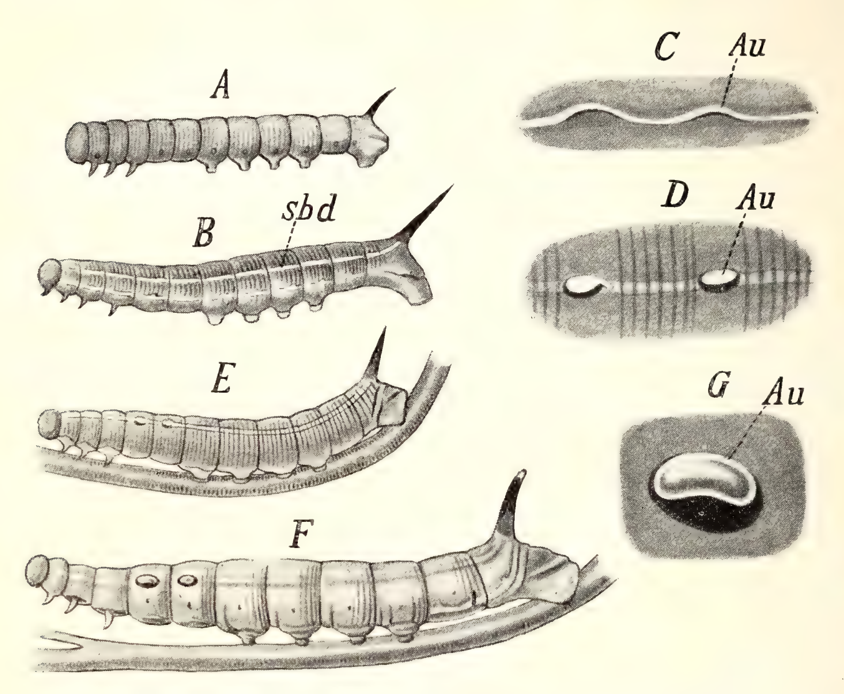


Fig. 116. Entwicklung der Augenflecken bei der Raupe von Chaerocampa Elpenor, dem Weinschwärmer. *A* Stadium I noch ohne Zeichnung, einfach grün. *B* Stadium II mit Subdorsalstreifen (*sbd*). *C* Subdorsallinie etwas später mit erster Anlage der Augenflecke (*Au*) auf Segment 4 und 5. *D* Augenflecke auf Stadium III der Raupe, etwas weiter entwickelt als in *E*, dem dritten Raupenstadium. *F* Stadium IV der Raupe. *G* Der vordere Augenfleck auf demselben Stadium.

Raupe nur dann einem Blatte ähnlich, wenn die Streifen ungefähr in demselben Abstande voneinander stehen, wie auf den Blättern, und Augenflecken werden Vögel und Eidechsen auch erst dann zurückschrecken, wenn sie eine gewisse Grösse besitzen. Nur die Zeichnungsform der Längsstreifung wirkt schützend auch schon bei kleineren Raupen, vorausgesetzt, dass sie in oder an dem Gras leben.

Betrachten wir nun die Ontogenese dieser verschiedenen Zeichnungsformen und beginnen wir mit den Augenflecken, so zeigt es sich,

dass dieselben sich aus einem Subdorsalstreif entwickeln, der bei dem jungen Räupchen schon im zweiten Lebensstadium erscheint, und aus dem sich dann im Laufe der weiteren Entwicklung die zwei Paar grosser Augenflecke herausbilden. Schon in dem jungen, kaum 1 cm langen Räupchen (Fig. 116, *B*) erkennt man, wie die feine weisse Subdorsallinie auf dem vierten und fünften Segment eine leichte Ausbiegung nach oben macht (*C*), an deren untere Seite sich später ein schwarzer Saum anlegt (*D*). Dieser zieht sich dann auch auf die obere Seite hinauf (*E*), schnürt das Stück des Subdorsalstreifs ab (*F* und *G*), und so entsteht ein weiss gekernter, schwarz eingerahmter Fleck, der nun nur noch zu wachsen und einen schwärzlichen Schattenkern auf sich abzulagern braucht, die Pupille (*G*), um den Eindruck eines grossen Auges zu machen. Das geschieht während des weiteren Heranwachsens der Raupe, und nach der vierten Häutung sind diese Augen bei einer Länge des Thieres von 6 cm bereits wirksam, wenn sie auch im fünften und letzten sich noch etwas vervollkommnen. Der Subdorsalstreif verschwindet während dieser Entwicklung der Augenflecke auf dem grössten Theil der Raupe vollständig, nur auf den drei ersten Segmenten erhält er sich (Fig. 114 *B* bis *F*).

Wenn wir nun überlegen, dass dieser Streif bei der kleinen, 1 cm langen Raupe, welche noch dazu an den grossen Blättern des Weinstocks oder den schräg gerippten des Weidenröschens (Epilobium hirsutum) lebt, ohne schützenden Werth für dieselbe ist, so werden wir sein Auftreten bei der jungen Raupe nur als eine phyletische Reminiscenz auffassen können, darauf beruhend, dass die Vorfahren dieser Chaerocampa-Arten im reifen Zustand die Längsstreifung besassen, vermuthlich weil sie damals an Kräutern zwischen Gras lebten, und dass sich später, als die Arten zum Leben an den inzwischen entstandenen Pflanzen mit breiten Blättern übergingen, neben der grünen oder braunen Schutzfärbung, die sie beibehielten, noch Augenflecken ausbildeten. Die heutige Entwicklung dieser Flecke spiegelt uns ihre phyletische Entstehung also wohl ziemlich getreu ab; auf den beiden Segmenten bildeten sich aus Stücken der Subdorsale zuerst weisse, schwarz umrahmte Ringe, dann förmliche Augenflecken mit Pupille (*C*, *D*, *E*). Diese Umbildung kann nur in der mehr herangewachsenen Raupe begonnen haben, weil sie nur da von Werth war; später aber rückte sie in der Ontogenese zurück, vom sechsten und fünften, auf das vierte und dritte Raupenstadium, nicht in voller Ausbildung, sondern in immer unvollkommeneren Anfängen, und ihre ersten Spuren zeigen sich heute, wie wir sahen, schon im Laufe des

zweiten Stadiums (*C*). Die Zeichnung der älteren Vorfahren, die Längsstreifung, verliert sich heute in dem Masse, als die Augenflecken sich ausbilden, vielleicht weil sie die Wirkung derselben beeinträchtigen würden, denn auf den drei vordersten Segmenten sind sie noch deutlich erhalten, diese Segmente aber werden eingezogen und sind fast unsichtbar, sobald die Raupe sich in Trutzstellung setzt (Fig. 3).

Auch bei der Ringfleckenzeichnung, die besonders den Arten der Gattung Deilephila eigen sind, verräth uns die Ontogenese, dass sie sich phyletisch aus dem Subdorsalstreifen entwickelt hat; auch in den Jugendstadien dieser Raupen findet sich die Längsstreifung als einzige Zeichnung noch vor, bei Deilephila Zygophylli aus den Steppen des südlichen Russland bleibt sie sogar — wie es scheint — durch alle Stadien erhalten, bei den übrigen schwindet sie später meist vollständig, doch nur an solchen Segmenten, auf welchen sich die Fleckenzeichnung aus ihr entwickelt hat. Dies Letztere geschieht in ähnlicher Weise, wie bei den Augenflecken von Chaerocampa, indem ein Stück des weissen Subdorsalstreifens oben und unten von einem schwarzen Halbmond eingefasst wird, welch beide dann später sich vereinigen, das Stück der Subdorsale abschneiden und einen schwarzen Fleck mit hellem Kern bilden, in welchem dann oft noch ein rother Fleck auftritt (Fig. 117, *A*).

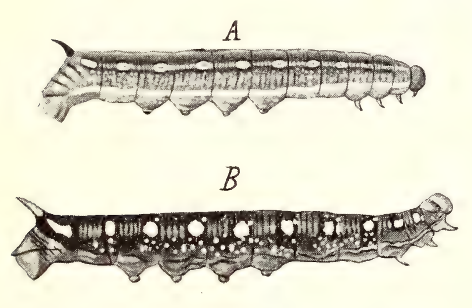


Fig. 117. Raupe des Labkrautschwärmers, Deilephila Galii. *A* Stadium IV, Subdorsale noch deutlich, auf ihr noch unvollkommen geschlossene Ringflecke. *B* Ausgewachsene Raupe ohne Spur einer Subdorsale, mit zehn Ringflecken.

Nun stehen solche Ringflecke bei den meisten Arten auf vielen (10—12) Segmenten (Fig. 117 *B*), und wo sie die Bedeutung haben, die Raupe leicht sichtbar und auffallend zu machen, zuweilen (Deilephila Euphorbiae) sogar in doppelter Reihe, allein wir kennen auch eine Art, Deilephila Hippophaes, bei welcher nur ein einziger Ringfleck vorhanden ist, der die rothen Beeren des Sanddorns nachahmend als grosser ziegelrother Fleck auf dem vorletzten Segment steht (Fig. 8 *A* und *B*, *r*). Es kommen aber daneben auch Individuen vor, bei welchen auch die 5 oder 6 vorhergehenden Segmente kleinere, nach vornen immer mehr sich verjüngende Ringflecken tragen, und bei den meisten Raupen erkennt man bei aufmerksamer Betrachtung kleine rothe

Punkte auf der verblassten Subdorsale dieser Segmente (Fig. 8 *B*). Man könnte also auf den Gedanken kommen, die Vorfahren von Hippophaes hätten etwa auf allen Segmenten Ringflecke getragen, und diese wären nach und nach auf den meisten derselben rudimentär geworden, weil sie ihre frühere biologische Bedeutung verloren hätten und heute, nach Anpassung an den Sanddorn, nur noch auf dem vorletzten Segment von Nutzen seien. Wenn wir aber die Ontogenese zu Rathe ziehen, so finden wir bei der jungen Raupe (Fig. 8 *A*, p. 201) nur eine einfache Subdorsale, auf der erst im dritten Stadium der rothe Fleck des Schwanzhornsegmentes auftritt (*r*). Niemals

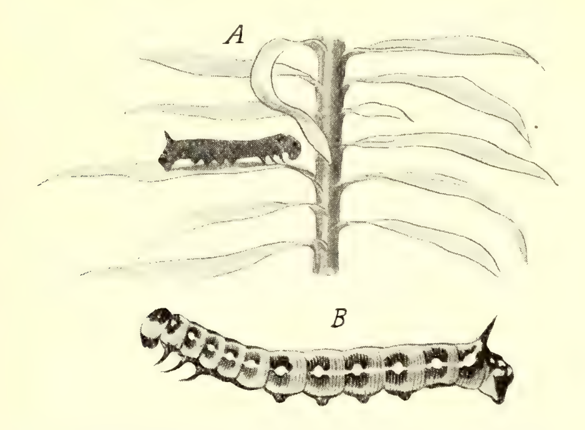


Fig. 118. Zwei Raupenstadien des Wolfsmilchschwärmers, Deilephila Euphorbiae. *A* Erstes Stadium, Raupe dunkel schwärzlichgrün, ohne Zeichnung. *B* Zweites Stadium, die Fleckenreihe ist deutlich durch einen Lichtstreifen verbunden, der ein Rest des Subdorsalstreifens ist.

kommen auf den übrigen Segmenten schon Flecken vor, sondern solche erscheinen immer erst im letzten Stadium, aber da sie auch vollständig fehlen können, so müssen sie aus inneren Correlationsgesetzen hervorgegangen sein, d. h. Wiederholungen sein des in der Phylogenese zuerst durch Naturzüchtung entstandenen hintersten Fleckes. So werden wir wenigstens schliessen, wenn wir den biogenetischen Fundamentalsatz für richtig halten, und in der Ontogenese die Wiederholung der Phylogenese in irgend einem Grade von Deutlichkeit sehen.

Dieser Satz nun lässt sich auch bei Deilephila als richtig erkennen, wenn man die verschiedenen Arten in ihrer Ontogenese miteinander vergleicht. Man findet dann nicht nur, dass auch hier die Subdorsale, d. h. die phyletisch älteste Zeichnung der Sphingidenraupen,

überall noch in den Jugendstadien vorkommt, sondern auch, dass sie in dem Masse in die jüngeren und jüngsten Stadien zurückrückt, in welchem die Fleckenzeichnung der erwachsenen Raupe höhere Ausbildung erlangt hat. So findet sich bei der Wolfsmilchraupe, Deilephila Euphorbiae, die höchste Form der Fleckenzeichnung in der erwachsenen Raupe, und bei dieser Art ist die Subdorsallinie in keinem Stadium mehr das alleinige Zeichnungselement. Sehen wir von dem ganz zeichnungslosen Räupchen, wenn es aus dem Ei schlüpft, ab (Fig. 118 *A*), so tritt schon im folgenden Stadium gleich eine Reihe von Ringflecken auf, verbunden durch eine feine weisse Subdorsallinie (Fig. 118 *B*, p. 205). Schon im folgenden, dritten Stadium verschwindet diese Subdorsale spurlos und es bleibt nur die Fleckenzeichnung übrig, die noch später sich verdoppelt.

Vergleichen wir damit die Ontogenese des Labkrautschwärmers, Deilephila Galii (Fig. 117, p. 204), so finden wir hier die fertige Raupe, blos mit einer einfachen Ringfleckenreihe versehen (*B*), und dementsprechend haben die Jugendstadien der Raupe bis zum vierten Stadium noch eine deutliche Subdorsale (*A*), wenn auch bereits Flecke darauf stehen. Ein noch jüngeres phyletisches Entwicklungsstadium bietet uns die erwachsene Raupe von Deilephila livornica, bei welcher die Ringflecke alle noch durch die Subdorsale verbunden sind.

Es lässt sich also kaum bezweifeln, dass der biogenetische Satz uns hier richtig leitet, wenn wir aus der Vergleichung der Ontogenesen der verschiedenen Arten von Deilephila den Schluss ziehen, dass die ältesten Vorfahren dieser Gattung nur den Längsstreifen besassen, und dass aus diesem dann einzelne Stücke zu Ringflecken abgeschnürt wurden, die sich allmälig vervollkommneten und zuletzt verdoppelten, während zugleich die ursprüngliche Zeichnung, die Längsstreifung, mehr und mehr in die Jugendstadien zurückgedrängt wurde, um schliesslich ganz zu schwinden.

Lassen Sie mich auch noch einen Blick auf die dritte Zeichnungsform der Schwärmerraupen werfen, auf die Schrägstreifung. Sie ist nicht aus der Subdorsallinie entstanden, sondern unabhängig von ihr, aber später als sie. Das beweist uns die Ontogenese der Arten der Gattung Smerinthus mit grosser Sicherheit. Die erwachsenen, und meist auch die jungen Raupen dieser Arten haben ganz regelmässig die sieben breiten Schrägstreifen, die in der Richtung des Schwanzhorns in gleichen Abständen über die Seitenflächen des Körpers hinziehen (Fig. 3, p. 200). Sie fehlen nur auf den drei vordersten Segmenten, und auf diesen hat sich meist ein Stück des alten Zeich-

nungselementes, der Subdorsale (*sb*), erhalten. Voll entwickelt aber finden wir dieselbe in den jüngsten Stadien einiger anderer Arten. Bei Smerinthus populi bekommt das zuerst ohne alle Zeichnung das Ei verlassende Räupchen schon sehr bald die weisse Subdorsallinie, zugleich aber auch sämmtliche sieben Schrägstreifen, welche die Erstere schräg durchschneiden; in den älteren Räupchen schwindet dann die Subdorsale (Fig. 119).

Als ich im Anfang der siebenziger Jahre diese Verhältnisse untersuchte, gelang es mir nicht, auch Eier von Arten der Gattung Sphinx zu erhalten, die im erwachsenen Zustand ebenfalls fast sämmtlich die Schrägstreifenzeichnung besitzen. Aus dem aber, was ich aus der Ontogenese der Smerinthus-Arten wusste, konnte ich damals schon voraussagen, dass sich unter ihren Jugendstadien auch solche mit Subdorsale befinden müssten. Das hat sich später bestätigt, indem

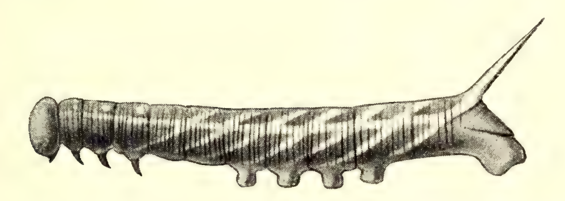


Fig. 119. Smerinthus Populi, Pappelschwärmer, Räupchen am Ende des ersten Stadiums zeigt zugleich die volle Subdorsale und die Schrägstreifen.

Poulton bei Sphinx Convolvuli fand, dass im ersten Stadium noch keine Schrägstreifen vorhanden sind, vielmehr nur der Subdorsalstreif, während bei Sphinx Ligustri beide Zeichnungselemente zu gleicher Zeit auftreten.

Aus allen diesen Thatsachen, wie ich sie Ihnen jetzt in zusammengedrängter Darstellung vorgeführt habe, sehen wir, dass die älteren phyletischen Charaktere durch die jüngeren in der Ontogenese allmälig verdrängt werden in immer jüngere Stadien hinein, bis sie schliesslich ganz verschwinden. Es fragt sich nun, worauf diese Erscheinung beruht; ist es eine einfache Verdrängung des alten weniger vortheilhaften durch den neuen besseren Charakter in Folge von Selektion, oder spielt dabei noch etwas Anderes mit? Bei diesen Zeichnungsformen ist es klar, dass sie zuerst nur in den nahezu erwachsenen Thieren sich durch Naturzüchtung gebildet haben können, weil sie nur dort von Nutzen sind, und dass zugleich die alte Zeichnung durch denselben Faktor soweit beseitigt worden sein muss, als sie die Wirkung der neuen Anpassung beeinträchtigte. Die Erhaltung der Sub-

dorsale auf denjenigen Segmenten, welche bei der Trutzstellung von Chaerocampa eingezogen werden, oder welche bei blattähnlichen Raupen die Schrägstreifen nicht tragen, wie die drei vorderen der Sphinx- und Smerinthus-Arten scheint dafür zu sprechen. Wenn neuerworbene nützliche Zeichnungselemente, wie die Augenflecken von Chaerocampa aus dem letzten Stadium sich auf das vorletzte übertragen, so lässt sich auch dies aus demselben Gedankengang verstehen, insofern die Raupe in diesem Stadium schon eine hinreichende Grösse besitzt, um mit ihren Augen Schrecken einzujagen; aber in noch jüngeren Stadien würden die Flecken schwerlich mehr so wirken, und doch treten sie schon bei recht kleinen Räupchen (20 mm) auf. Noch klarer ist die Werthlosigkeit der Schrägstreifung in den Jugendstadien der Sphinx- und Smerinthus-Raupen, denn in den ersten Lebensstadien sind die Räupchen noch viel zu klein, um einem Blatte ähnlich zu sehen, und die Schrägstriche stehen viel dichter beisammen, als die Nebenrippen irgend eines Blattes. Auch brauchen die kleinen grünen Räupchen eines weiteren Schutzes nicht, wenn sie auf der Rückseite des Blattes sitzen; sie werden dann leicht in toto für eine der Blattrippen gehalten. Es ist also hier jedenfalls nicht Naturzüchtung, welche das Zurückrücken des neuen Charakters bewirkt. Auch wird dasselbe nicht etwa dadurch hervorgerufen, dass der neue Charakter nur allmälig und in mehreren Etappen gebildet werden kann, denn die Schrägstreifen wenigstens entstehen in der Ontogenese mit einem Male. Es muss also ein mechanisches Moment in der Entwicklung liegen, welches bedingt, dass Charaktere, die im späteren Stadium erworben wurden, allmälig sich auf die nächstjüngeren übertragen. Doch kann dieses Zurückrücken sistirt werden, und zwar durch Naturzüchtung, sobald es für das betreffende Stadium nachtheilig wäre.

So erkläre ich mir, dass die meisten eben aus dem Ei schlüpfenden Räupchen der Sphingiden völlig zeichnungslos sind, wie z. B. diejenigen der Chaerocampa- (Fig. 114 *A*), der Macroglossa- und der Sphinx-Raupen (Fig. 115 *A*), und auch die Räupchen der Gattung Smerinthus sind zuerst ohne jede Streifen oder Flecken, blassgrünlich, fast durchsichtig, und auf dem Blatt sitzend schwer zu erkennen. Wie sehr die einzelnen Stadien der Raupen selbstständig den verschiedenen Lebensbedingungen angepasst werden können, falls das erforderlich war für die Erhaltung der Art, das zeigen manche Arten in auffallendster Weise. So trägt das grüne Räupchen von Aglia Tau, wenn es das Ei verlassen hat, fünf sonderbare röthliche stangenförmige

Dornen auf sich, die in Farbe und Form Ähnlichkeit mit den Hüllblättern junger Buchenknospen besitzen, zwischen denen sie leben, und die später schwinden; die erwachsene Raupe besitzt Nichts mehr von ihnen, sondern ist blattgrün und mit Schrägstreifen versehen. Sollte auch der Nutzen dieser röthlichen Dornenstangen ein anderer sein, als ich angedeutet habe, jedenfalls haben wir hier eine spezielle Anpassung des einen, und zwar des ersten Raupenstadiums vor uns, und was in diesem einen Stadium geschehen kann, das ist in jedem anderen auch möglich; nicht nur bei Thieren mit Metamorphose kann jedes Stadium sich selbstständig phyletisch verändern, sondern auch bei solchen mit direkter Entwicklung, ja bei diesen ist sogar eine solche Anpassung bei fast jedem Stadium der Organe anzunehmen, wie wir oben sahen, weil die starke Verkürzung der Phylogenese in der Embryogenese eine sehr genaue gegenseitige Anpassung der Organ-Anlagen und -Verschiebungen in der Entwicklungs-Schnelligkeit derselben erfordern.

Wir wären also durch die vorgeführten Thatsachen, denen zahlreiche andere von anderen Gruppen des Thierreichs an die Seite gestellt werden könnten, zu zwei Hauptsätzen gelangt, welche die Beziehungen der Phylogenese zur Ontogenese ausdrücken. Der erste und fundamentale Satz ist der oben schon aufgestellte: Die Ontogenese entsteht aus der Phylogenese, und zwar durch Zusammenschiebung ihrer Stadien, welche dabei verändert, verkürzt, ganz ausgeschaltet, oder durch neu eingeschaltete Stadien auseinander gedrängt werden. Der zweite Satz bezieht sich auf die einzelnen Theile und würde etwa lauten: Wie ein jedes Stadium für sich neue Anpassungen eingehen kann, so auch jeder Theil, jedes Organ; solche Neuanpassungen zeigen vielfach die Neigung, auf die nächst jüngeren Stadien sich zu übertragen.

Es ist hier jetzt meine Absicht, die Gesetze der Ontogenese überhaupt zu formuliren, sonst liesse sich hier noch mancher Satz anschliessen, z. B. der von der gesetzmässigen Übertragung eines auf einem Ende des gegliederten Thieres durch Anpassung erworbenen Charakters auf die übrigen Segmente; ich muss mich aber hier darauf beschränken, die angeführten beiden Hauptsätze mit den Prinzipien unserer Vererbungstheorie in Einklang zu bringen.

Wie die Phylogenese sich zur Ontogenese verdichtet, lässt sich im Allgemeinen wohl vorstellen, wenn wir auch auf eine Einsicht im Einzelnen noch ganz verzichten müssen. Die Continuität

des Keimplasmas bedingt die Vererbung, indem sie dem Keimplasma der folgenden Generation immer wieder den Determinanten-Komplex der vorhergehenden überliefert. Jede Neuanpassung irgend eines Stadiums erfolgt durch Veränderung bestimmter, schon im Keimplasma vorhandener Determinanten, welche ihrerseits wieder auf Germinalselektion, d. h. dem Kampf der verschiedenen Determinanten-Varianten untereinander beruht, sowie aus der daraus hervorgehenden bestimmt gerichteten Variation, wie dies früher dargelegt wurde. Eine neue Art von Determinanten kann nie frei entstehen, sondern immer nur aus schon vorhandenen Determinanten, und zwar durch Variation der Letzteren. Da aber spontane Variation niemals alle homologen Determinanten eines Keimplasmas in der gleichen Weise verändert, sondern höchstens eine Majorität derselben, so bleibt stets eine Minorität der alten Determinanten erhalten, die unter Umständen wieder zur Geltung kommen kann, wie die Kälte-Aberrationen der Vanessa-Arten beweisen und manche andere Arten von Rückschlag.

Das ist aber nicht diejenige Abänderung, welche zur Verlängerung der Ontogenese und zur Wiederholung der phyletischen Stadien in der Ontogenese zwingt. Hier setzt sich vielmehr ein neuer Charakter an Stelle eines alten, er fügt sich ihm nicht an. Es entsteht ein schwarzer Fleck an Stelle eines rothen, aber nicht zuerst ein schwarzer und dann ein rother Fleck. Wir wissen freilich viel zu wenig noch von den feineren Stufenfolgen der Stadien der Ontogenese, um mit Bestimmtheit sagen zu können, ob nicht auch in solchen scheinbar einfachen Umwandlungen doch das ältere Stadium dem jüngeren in jeder Ontogenese noch vorhergeht, als dessen wenn auch nur kurze und flüchtige Vorbereitung.

Sicher aber gehen solche Abänderungen mit der Anfügung eines neuen Stadiums der Ontogenese einher, welches eben wirklich etwas Neues hinzubringt, und dann wird dies nur dadurch vom Keimplasma aus geschehen sein können, dass die Determinanten des vorgehenden Stadiums sich im Keimplasma an Zahl verdoppelten und zugleich zum Theil abänderten. Wenn z. B. ein Krebsthier seinen Rumpf um ein Segment verlängerte, so muss das auf einem derartigen Vorgang beruht haben, und es ist in solchem Falle leicht ersichtlich, dass das neue Segment in der Ontogenese immer erst sich bilden kann, wenn das vorhergehende alte sich schon gebildet hat, denn seine Determinanten kommen von jenem her und sind von vornherein so eingerichtet, dass sie erst durch die Herstellung des vorhergehenden Segmentes zur Aktivität ausgelöst werden.

Wenn nun im Laufe der Phylogenese zahlreiche neue Segmente dem Leibe des Krebses hinzugefügt wurden, so verlängerte sich dadurch die Ontogenese beträchtlich, und eine Verkürzung derselben wurde im Interesse der Arterhaltung nothwendig. Dies geschah nun dadurch, dass ganze Reihen von Segmenten, die successiv in der Phylogenese hinzugefügt worden waren, allmälig immer rascher aufeinander sich in der Ontogenese folgten, bis sie zuletzt gleichzeitig angelegt wurden: die Determinanten der Segmente n, $n+1$, $n+2 \ldots n+x$ änderten sich in Bezug auf ihre Auslösungsreize, und traten nicht mehr successive, sondern gleichzeitig in den von ihnen beherrschten Zellkomplexen in Aktivität. Wir haben dann Wiederholung der phyletischen Stadien in der Ontogenese, aber mit Verkürzung und Zusammenschiebung. So sehen wir bei dem Nauplius von Leptodora schon fünf von den Beinpaaren des späteren Thorax angelegt (Fig. 107, *IV—VIII*), und bei der Zoëa-Larve sind hinter den ausgebildeten Schwimmfüssen derselben die Anlagen von sechs Brustbeinen zu sehen (Fig. 111, *VI—XIII*).

Nun kann aber im Laufe der Phylogenese ein Segment auch überflüssig werden, und wir wissen, dass es dann verkümmert und schliesslich ganz in Wegfall kommt. So fehlt bei der Binnenassel, die im Inneren anderer Krebse schmarozt, schon in der relativ vollständig gebauten Larve ein Segment des Thorax, und bei den Caprelliden unter den Flohkrebsen ist das ganze Abdomen von 6—7 Segmenten zu einem kleinen stummelförmigen Anhang verkümmert. In solchen Fällen ist das allmälige Verkümmern der betreffenden Determinanten dem Verkümmern der Theile selbst Schritt für Schritt vorhergegangen, und wenn es völlig vollendet ist, so verräth die Ontogenese Nichts mehr von dem, was früher war, und man kann von einer »Fälschung« der Phylogenese sprechen. Dass aber das völlige Verschwinden von Determinanten ungemein langsam geht, und nicht selten ganze geologische Perioden nicht dazu genügen, haben wir schon bei Besprechung der rudimentären Organe gesehen, von denen sich einige bei jeder höheren Thierform nachweisen lassen als sicheres Zeugniss für die Anwesenheit der betreffenden Organe bei den Vorfahren der Art.

Dass das Schwinden nutzloser Theile nach bestimmten Gesetzten erfolgt, können wir aus dem was an Beobachtungen bisher vorliegt, mit Sicherheit abnehmen; diese Gesetze aber genauer formuliren, oder gar auf ihre mechanischen Ursachen zurückführen zu wollen, wäre für jetzt wohl verfrüht; wie früher schon gesagt wurde,

wäre eine weit umfassendere und vor Allem planmässig angestellte Sammlung von Thatsachen die Vorbedingung dafür. Soviel aber geht aus den vorliegenden Thatsachen wenigstens hervor, dass das Verkümmern am Endstadium des Organs beginnt, und von da zurückschreitend allmälig sich bis in die Embryogenese fortsetzt. So werden die zwei seit der Kreidezeit schon verschwundenen Finger der Vögel heute noch in jedem Vogel-Embryo angelegt, um später sich rückzubilden; so sind bei verschiedenen Säugern »prälakteale« Zahnkeime in den Kiefern der Embryonen nachgewiesen worden, welche uns verrathen, dass nicht nur Vorfahren existirt haben, deren Gebiss das heutige »Milchgebiss« war, sondern dass weiter zurückliegende Vorfahren noch ein anderes Gebiss besessen haben, welches erst durch das »Milchgebiss« verdrängt wurde; so wird das Zahnsystem der Vorfahren der heutigen Bartenwale nur noch in Gestalt von Zahnsäckchen beim Embryo angelegt, so erscheint — wie wir früher schon sahen — das für die Handwurzel niederer Wirbelthiere charakteristische Os centrale carpi beim Menschen nur noch in einem sehr frühen Embryonalstadium und schwindet als solches schon während der weiteren Embryogenese.

Man kann dieses Gesetz vorläufig vielleicht sich so zurechtlegen, dass ja unmöglich irgend ein Theil oder Organ plötzlich ganz aus der Ontogenese entfernt werden könnte, ohne dieselbe in Unordnung zu bringen, dass die geringste Störung des Entwicklungsganges aber ohne Zweifel dadurch gesetzt wird, dass zuerst das Endstadium des betreffenden Theiles rudimentär wird. Erst nachdem dies erfolgt ist, und die angrenzenden Theile dem Schwunde angepasst sind, kann derselbe sich auf die zunächst vorhergehenden Stadien erstrecken, und auch diese verkümmern und ihre Umgebung sich ihnen anpassen lassen. Je weiter zurück in der Ontogenese der Schwund schreitet, eine um so grössere Zahl anderer Bildungen würde von der Verkümmerung in irgend welcher Weise berührt, welche doch alle nicht plötzlich unter neue Bedingungen gebracht werden dürfen, soll nicht der gesammte Gang der Entwicklung leiden. So werden also zunächst nur diejenigen Determinanten schwinden dürfen, und nach den Gesetzen der Germinalselektion auch können, welche die letzte Ausgestaltung des nutzlosen Organs bestimmen, dann erst die zunächst vorhergehenden, welche etwa seine Grösse und Gestalt bestimmen, und so schwinden nach und nach immer zahlreichere der früher thätigen Determinanten, und Hand in Hand damit verändern sich alle in Correlation mit dem schwindenden Stadium des Organs stehenden

Theile derart, dass ihre und die Gesammtausbildung des Thieres ungeschädigt bleibt. Verhielte es sich anders, könnten beim Nutzloswerden eines Theiles sämmtliche Determinanten desselben zu gleicher Zeit ins Schwinden kommen, so würde die ganze Ontogenese ins Wanken kommen, etwa so, wie wenn man an einem auf Pfeilern stehenden Haus, von dem man eine Fensterbreite fortnehmen will, mit der Wegnahme des Grundpfeilers beginnen wollte.

Verständlich ist es dabei, dass diese Vorgänge so ungemein langsam vor sich gehen, dass dabei Personalselektion, wie wir oben sahen, höchstens im Beginn des Prozesses mitspielt, später aber das weitere Verkümmern eines Rudimentes kaum von Bedeutung für die Existenzfähigkeit des Individuums ist, und lediglich auf dem Kampf der Theile innerhalb des Keimplasmas (Germinalselektion) beruht.

Könnten wir die Determinanten sehen, ihre Zusammenordnung im Keimplasma, ihre Bedeutung für die Ontogenese direkt erkennen, so würden wir gewiss viele Erscheinungen der Ontogenese und deren Beziehungen zur Phylogenese verstehen, die uns ohne dies räthselhaft bleiben, oder zu deren Erklärung wir doch weiterer Hypothesen bedürften. EMERY hat schon vor mehreren Jahren mit Recht darauf hingewiesen, dass die Erscheinungen des Variirens homologer Gebilde sich von der Keimplasmatheorie aus dem Verständniss erschliessen lassen werden. Wenn die eine Hand sechs Finger statt fünf besitzt, so zeigt auch die andere nicht selten erhöhte Fingerzahl, ja zuweilen auch der Fuss. Die phyletische Umgestaltung der Gliedmassen bei den Hufthieren ist in auffallender Gleichförmigkeit an den vorderen und den hinteren Extremitäten erfolgt; niemals ist das Thier vorn Einhufer und hinten Zweihufer geworden. Wenn ich nun auch glauben möchte, dass dies in erster Linie auf Anpassung beruht an verschiedene Bodenverhältnisse, etwa so, dass die Zweihufer ursprünglich für den weichen, sumpfigen Boden des Waldes, die Einhufer für den der Steppe sich ausgebildet haben, so ist doch nicht zu läugnen, dass auch Keimesbeziehungen bei dieser Gleichheit der Variationsrichtung mitgewirkt haben können, zumal ja auch die ganze Gliederung der vorderen und der hinteren Extremitäten eine so auffallende Übereinstimmung aufweist. EMERY möchte dies auf »keimplasmatische Correlationen« beziehen, und dass in der That die verschiedenen Determinanten und Determinanten-Gruppen in verschieden nahen Beziehungen zu einander stehen müssen, haben wir ja von vornherein angenommen. Genaueres und Bestimmteres aber darüber sagen zu wollen, scheint mir für jetzt verfrüht. Nur soviel möchte ich sagen, dass Determi-

nanten oder deren Gruppen, welche in alten Vorfahren-Keimplasmen eine Reihe ganz gleichartiger Gebilde durch Vervielfachung während der Ontogenese hervorzubringen hatten, und deshalb also im Keimplasma selbst nur einfach vorhanden zu sein brauchten, bei den späteren Nachkommen ihre Vervielfachung ins Keimplasma selbst zurückverlegen mussten, falls die Nothwendigkeit eintrat, dass die homologen Theile, welche sie hervorbrachten, verschieden wurden. Dann werden also aus der bisherigen einen Determinantengruppe des Keimplasmas mehrere geworden sein. Da aber neue Determinanten nur aus schon vorhandenen entstehen können, so müssen diese neuen neben den alten ihren Platz erhalten haben, und somit auch leicht etwaigen intragerminalen Variationsursachen gemeinsam ausgesetzt gewesen sein — d. h. sie werden auch später noch leicht in ähnlicher Weise variirt haben. So z. B. könnte man sich die Segmente der Ur-Anneliden, die ja grösstentheils nach Gestalt und Inhalt untereinander gleich sind, noch aus einer Keimesanlage hervorgehend vorstellen, aus der aber dann, wenn bei den höheren Ringelwürmern die Körperabschnitte sich verschieden gestalten mussten, mehrere Keimesanlagen sich sonderten; und in derselben Weise wird es sich bei der so viel höheren und komplizirteren Differenzirung der Körpersegmente bei den Krebsen verhalten haben. So verstehen wir, wie entsprechend dem Bedürfniss nach zunehmender Differenzirung die Determinantengruppen des Keimplasmas sich vermehrten, dennoch aber in enger Beziehung blieben, die bis zu einem gewissen Grade ihnen auch gemeinsame Schicksale auferlegte, d. h. sie gemeinsamen abändernden Einflüssen aussetzte und vielfach zu ähnlicher Variation bestimmte.

Aber — wir können nicht direkt in das Keimplasma hineinsehen und sind ganz auf Rückschlüsse angewiesen aus den Thatsachen, welche uns die Erscheinungen des sichtbaren Lebewesens darbieten. Dies Material an Beobachtungen liegt aber bis jetzt nur spärlich vor, weil es nur zufällig, nicht aber planmässig gesammelt worden ist. Ich verzichte deshalb darauf, jetzt schon einen weiteren Ausbau der Keimplasmatheorie zu versuchen. Erst aus planmässig aufgesuchtem Beobachtungsmaterial, wenn es in Fülle vor uns liegt, wird sich Weiteres über den intimen Bau des Keimplasmas, über die gegenseitigen Beziehungen und Beeinflussungen seiner Determinanten und über seinen Umbau im Laufe der Phylogenese mit einiger Sicherheit erschliessen lassen. Bis dahin aber müssen wir uns damit begnügen, durch die Hypothese der Determinanten wenigstens die eine funda-

mentale Thatsache verständlich gemacht zu haben, wie es möglich ist, dass im Laufe der Phylogenese einzelne Theile und einzelne Stadien ganz nach Bedürfniss aus der Ontogenese ausgeschaltet oder in sie eingefügt, oder auch blos verändert werden können, ohne dass zugleich alle übrigen Theile und Stadien des Thieres verändert werden. Dazu ist eine epigenetische Theorie nicht im Stande, denn wenn im Keimplasma keine repräsentativen Theilchen enthalten wären, so müsste jede Veränderung desselben auf den Gesammtgang der Entwicklung und auf alle Theile des Organismus einwirken, und Einzel-Abänderungen vom Keim aus wären unmöglich.

XXVIII. Vortrag.

Allgemeine Bedeutung der Amphimixis.

Meine Herren! Wir haben den Vorgang bereits kennen gelernt, den man bei Einzelligen Conjugation, bei Vielzelligen Befruchtung nennt und haben seine nächste Bedeutung darin gefunden, dass durch ihn die Keimsubstanz zweier Individuen miteinander verbunden wird. Da dieses Keimplasma oder Idioplasma der Keimzelle nach unserer Vorstellung der Träger der Vererbungstendenzen des betreffenden Organismus ist, so werden also durch die Vermischung, Amphimixis, zweier Keimplasmen, die Vererbungstendenzen zweier Individuen miteinander vereinigt, und der Organismus, dessen Bildung von diesem gemischten Keimplasma geleitet wird, muss deshalb Züge von beiden elterlichen Individuen annehmen, gewissermassen aus Zügen beider Eltern zusammengesetzt sein. Das ist also eine Wirkung, welche durch Amphimixis erreicht wird.

Wir sind aber schon weiter gegangen und haben erkannt, dass noch eine zweite Wirkung damit verbunden sein muss, nämlich die, die individuelle Prägung des Keimplasmas immer wieder neu zu

gestalten, durch Neukombinirung der in ihm enthaltenen Ide. Wir sahen, dass unter der, wie ich glaube, bewiesenen Voraussetzung einer Zusammensetzung des Keimplasmas aus Iden, die Reduktion desselben auf die halbe Masse zugleich eine Reduktion auf die halbe Zahl von Iden sein muss, und da die Ide individuell verschiedene Anlagen enthalten, also eine neue Zusammenstellung, ein neues Gemisch dieser individuellen Verschiedenheiten bewirken muss. Die Halbirung des Keimplasmas, d. h. die Herabsetzung der Zahl seiner Ide auf die Hälfte ist aber eine allgemein mit Amphimixis verbundene Erscheinung, die sich bei allen bisher untersuchten Thieren sicher nachweisen liess, auch für die Pflanzen in den bestuntersuchten Fällen feststeht, und die schliesslich auch für die Einzelligen durch die der Reduktionstheilung bei höheren Thieren sehr ähnlichen Vorgänge bei der Conjugation der Infusorien und mancher anderer Einzelligen sehr wahrscheinlich wird. Es hat sich hier die Voraussage vom Boden der Theorie aus durch die Beobachtungen bestätigt, und es leuchtet ja auch ein, dass die Annahme von Iden, d. h. von Keimplasma-Einheiten, die von einer Generation in die folgende übergehen, eine Reduktion der Anzahl derselben bei Amphimixis unvermeidlich macht. Ohne sie müsste sich die Zahl der Ide bei jeder Amphimixis verdoppeln, und es müsste nach und nach zu einer ins Ungeheure anwachsenden Zahl der Ide kommen. Wir sehen also, warum von der Natur diese regelmässig vor jeder Amphimixis eintretende Reduktion der Ide eingerichtet wurde, und es war unvermeidlich, dass sich mit ihr jedesmal eine Neukombinirung der Ide verband.

Wenn nun blos das entsteht, was zweckmässig, d. h. was nothwendig ist, wie sollen wir es verstehen, dass die Einrichtung der Amphimixis durch nahezu das ganze bekannte Gebiet des Lebens verbreitet ist? von sehr einfachen Organismen an bis zu den höchsten hinauf, bei Einzelligen und Vielzelligen, bei Pflanzen und Thieren? Dass es nur in wenigen kleinen Formengruppen zu einem Ausfall dieser Einrichtung gekommen ist, während sie sonst überall sich vorfindet, zum Theil in jeder Generation, unzertrennlich verbunden mit jeder Fortpflanzung, so dass man sie selbst unklarerweise für eine Art der Fortpflanzung hielt, und heute noch allgemein als die »geschlechtliche« bezeichnet? dass sie zwar bei vielen Organismen, besonders niederen, nicht mit jeder Fortpflanzung verbunden ist, aber doch immer wiederkehrt in regelmässigen oder unregelmässigen Zwischenräumen? Eine so universelle Einrichtung muss ohne Zweifel auch eine fundamentale Bedeutung haben, und es

fragt sich, wo diese liegen könnte? Das ist das Problem, zu dessen Beantwortung wir uns jetzt zu wenden haben.

Soviel lässt sich von vornherein sagen: in der Ermöglichung der Fortpflanzung kann sie nicht liegen, denn diese geschieht auch ohne sie auf die verschiedenste Weise, durch Zwei- oder Mehrtheilung des Organismus, durch Knospung, durch Erzeugung einzelliger Keime. Wenn die Letzteren auch vielfach so eingerichtet sind, dass sie Amphimixis eingehen müssen, um sich zum neuen Organismus entwickeln zu können, so gibt es doch zahlreiche andere Keimzellen, denen diese Bedingung nicht gestellt ist (Sporen), ja es gibt — wie wir sahen — sogar zahlreiche, auf Amphimixis eingerichtete Keimzellen, welche sich immer, oder in gewissen Generationen, oder auch nur gelegentlich unter gewissen äusseren Einflüssen von dieser Bedingung emanzipiren: die parthenogenetisch sich entwickelnden Eizellen.

Wenn nun Amphimixis keine allgemeine Vorbedingung der Fortpflanzung ist, worin liegt dann die Nothwendigkeit ihrer Durchführung im Reiche des Lebens?

Wir haben zwei ausnahmslos eintretende Wirkungen der Amphimixis kennen gelernt, die eine besteht in der ihr vorausgehenden Halbirung der Ide-Zahl und ihrer dadurch bedingten Neukombinirung, die andere in der Verbindung zweier solcher halbirter Keimplasmen aus zwei verschiedenen Individuen. Die erste kann man mit HARTOG vergleichen dem Abheben eines Kartenspiels auf die Hälfte nach vorherigem Mischen, die zweite dem Zusammenlegen zweier in dieser Weise erhaltenen Hälften aus zwei verschiedenen Kartenspielen. Der erste Vorgang bringt nichts Neues in den Anlagen-Komplex hinein, entfernt vielmehr einen grösseren oder geringeren Theil der Eigenthümlichkeiten daraus; nicht nothwendig gerade die Hälfte derselben, da ja einzelne Ide doppelt oder mehrfach darin enthalten sein können. Er vereinfacht also die Zusammensetzung des Keimplasmas, und würde für sich allein schon in dem Kampf der Ide in der Ontogenese zu einer vom Elter verschiedenen Resultante, d. h. zu einer neuen Individualität führen können. Durch den zweiten Vorgang aber, die Amphimixis, kommen nothwendig neue Individualzüge hinzu und verschieben diese Resultante noch mehr, falls nämlich die Ide beider Eltern im Kampf der Ontogenese zur Geltung gelangen, was, wie wir früher gesehen haben, zwar meist der Fall ist, aber nicht immer, und vor Allem nicht immer in allen Theilen. Amphimixis bewirkt also, zusammen mit der sie

vorbereitenden Reduktion der Ide: die Erhaltung individueller Verschiedenheit durch die stete Neukombinirung der bereits in der Art vorhandenen Individual-Charaktere.

Als ich vor vierzehn Jahren zuerst die Frage nach der eigentlichen und letzten Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung stellte, glaubte ich sie schon in dieser steten Neuerzeugung der Individualität gefunden zu haben. Darin schien mir ein genügender Grund für die Einführung der Amphimixis in die Natur gelegen zu sein, da ja die Verschiedenheit der Individuen die Basis der Selektionsprozesse, also die Basis aller der Umwandlungen der Lebensformen ist, die wir auf Natur- oder geschlechtliche Züchtung beziehen dürfen, diese aber, wie ich damals und auch heute noch überzeugt bin, nicht nur die bei weitem zahlreichsten aller Abänderungen, sondern auch die bedeutendsten, d. h. die leitenden, richtungsbestimmenden sind. Auch heute noch betrachte ich Amphimixis als das Mittel, durch welches eine stets sich erneuernde Umkombinirung der Variationen bewirkt wird, ein Vorgang, ohne welchen der Aufbau dieser so unendlich formenreichen und unbegreiflich komplizirten Organismenwelt nicht hätte stattfinden können.

Ich betrachte sie aber nicht als die eigentliche Wurzel der Variation selbst, denn diese kann unmöglich auf einem blossen Austausch der Ide, sie muss vielmehr auf einer Veränderung der Ide beruhen. Die Ide eines Wurms der Vorwelt können nicht unverändert heute das Keimplasma eines Elephanten zusammensetzen, auch wenn es ganz richtig ist, dass die Säugethiere von Würmern abstammen. Die Ide müssen sich seither unzählige Male umgestaltet haben durch Umbildung, Verkümmerung und Neubildung von Determinanten. Amphimixis, d. h. die Verbindung zweier Keimplasmen verändert ja die Determinanten selbst nicht, sie stellt nur die Ide (Ahnenplasmen) zu immer neuen Kombinationen zusammen. Wäre die Variationsbildung allein darauf beschränkt, so würde eine Transmutation von Arten und Gattungen nur in sehr beschränkter Weise möglich sein; es könnte höchstens ein enger Kreis von Variationen zu Stande kommen, etwa wie in dem vorhin angeführten Beispiel von den beiden Kartenspielen bei dem tausendfältig wiederholten Abheben und Wiedermischen der abgehobenen Hälften zuletzt doch nur eine bestimmte, wenn auch grosse Zahl von Karten-Kombinationen sich wiederholen müsste. Beim Keimplasma und der Amphimixis ist das deshalb anders und bis zur Unendlichkeit ausgiebiger, weil die einzelnen Karten — die Ide — veränderlich sind

von einem Abheben und Mischen zum anderen schon, unendlich ausgiebig aber im Laufe zahlreicher Wiederholungen des Mischens.

Man hat mir oft und hartnäckig die Meinung zugeschrieben, das Keimplasma sei unveränderlich, gestützt auf eine missverstandene, vielleicht auch etwas zu kurz und scharf gefasste Äusserung früherer Zeit (1886). Ich hatte indessen dasselbe nur als eine »Substanz von ungemein grossem Beharrungsvermögen« bezeichnet, als schwer oder langsam veränderlich, fussend auf der Thatsache der langen Dauer vieler Arten, während deren ja die Artkonstitution des Keimplasmas unverändert erhalten bleibt. Die Vorstellung einer Germinalselektion, eines unausgesetzten Kampfes der »Anlagen« des Keimes, und in Folge dessen eines leisen und unsichtbaren Auf- und Nieder-Gehens der individuellen Charaktere war mir damals noch nicht aufgegangen, wie ich denn auch die Existenz von »Determinanten« noch nicht erfasst hatte; ich zweifelte noch, ob nicht Entwicklung, Vererbung und Variation denkbar seien von einer undifferenzirten, Anlagen-losen Keimsubstanz aus. Zu keiner Zeit indessen bin ich mir nicht sehr wohl bewusst gewesen, dass die gesammte phyletische Entwicklung der Organismenwelt nur unter steter Abänderung der Keimplasmen denkbar ist, dass sie einfach auf ihr beruht, wenn diese Veränderungen auch in sehr langsamen Schritten vor sich gehen, also in gewissem Sinne: »schwer«.

Heute glaube ich, klarer in diese Vorgänge hineinzusehen, ich glaube zu erkennen, dass nicht nur die Wurzel aller erblichen Variation im Keimplasma liegt, sondern auch, dass die Determinanten fortwährend durch kleinste Ernährungsschwankungen im Innern des Keimplasmas hin und her oscilliren und leicht in bestimmt gerichtete Variation getrieben werden, die schliesslich zu bedeutenderen Schwankungen im Bau der Art führen können, wenn sie von Personalselektion begünstigt, oder doch nicht als ungünstig von ihr beseitigt werden. Über Beides aber wacht Auslese fortwährend, und entfernt — solange die Lebensbedingungen eine Änderung nicht erfordern oder doch erlauben — Alles, was die Reinheit des Artbildes trüben, was über den Rahmen desselben hinausgehen, d. h. die Existenz der Art gefährden würde. So versteht man es, wie das Keimplasma gleichzeitig veränderlich sein, und doch durch Jahrtausende unverändert bleiben kann, wie es zwar bereit und im Stande ist, jederzeit jede überhaupt mögliche Variation bei einer Art hervorzubringen, wenn sie von den äusseren Umständen gefordert wird, und doch in fast absoluter Konstanz der Artcharaktere

durch ganze geologische Zeiträume hindurch zu verharren, kurz wie es zugleich leicht und schwer veränderlich sein kann.

Die Bedeutung nun, welche Amphimixis nach dieser Seite hin für die Anpassung der Organismen hat, liegt, wenn ich nicht irre, in der Nothwendigkeit der Coadaptation, darin also, dass es sich bei fast allen Anpassungen nicht um die Veränderung einzelner Determinanten handelt, sondern um die zusammenpassende Veränderung vieler, oft überaus zahlreicher Determinanten, um »harmonische Anpassung«, wie wir früher schon sagten. Eine solche vielseitige Anpassung scheint mir unmöglich ohne immer wieder erneute Sichtung und Neumischung der Keimplasmen und diese kann allein durch Amphimixis bewirkt werden.

Sie können mir einwerfen, dass doch auch ohne diese, bei rein asexueller Fortpflanzung ein Organismus in vielen Theilen zur Abänderung gebracht werden kann, eine Pflanze z. B. dadurch, dass sie in ein fremdes Erdreich oder Klima versetzt wird; auch scheinen die dann eintretenden Veränderungen zusammenzupassen, jedenfalls wird die Harmonie der Theile soweit erhalten, dass die Pflanze — unter Kultur wenigstens — am Leben bleibt. Es möge aber selbst eine Pflanzenart durch üppige Ernährung zu einem Riesenwuchs veranlasst und in vielen Theilen verändert werden, ja es möge sogar die üppige Ernährung das Keimplasma derselben direkt derart treffen, dass alle oder ein Theil dieser Veränderungen erblich werde, so haben Sie damit noch lange keine Anpassungen gewonnen, sondern nur gleichzeitige Abänderungen, von denen es durchaus fraglich ist, ob sie das Ausdauern der Pflanze unter den neuen Bedingungen ermöglichen, oder nicht. Es könnte z. B. sehr wohl sein, dass dieselbe dadurch zwar grösser und von reicherem Blüthenstand wird, aber steril, somit untauglich, im Naturzustand sich fernerhin noch zu erhalten. Abänderungen sind eben noch keine Anpassungen, diese Letzteren aber können niemals blos durch direkte Wirkung auf das Keimplasma zu Stande kommen. Welcher direkte Einfluss auf das Keimplasma wäre wohl im Stande, die Hinterbeine eines Säugers lang und stark, zugleich aber die Vorderbeine desselben kurz und schwach zu machen? offenbar weder stärkere noch schwächere Ernährung, weder höhere noch niedere Temperatur, — kurz kein direkter Einfluss, weil jeder das ganze Keimplasma trifft, also unmöglich zwei homologe Determinanten-Gruppen in entgegengesetzter Weise beeinflussen kann.

Dies wird, so scheint mir, nur dadurch möglich, dass die günstigen

zufälligen Keimesvariationen der Hinterbein- und der Vorderbein-Determinanten durch Amphimixis in ein Individuum zusammengetragen werden und wie es in diesem groben hypothetischen Falle sich mit zwei Abänderungen verhält, so wird es sich bei den wirklichen Vorgängen der Anpassung bei zahlreichen, wir wissen nicht wie zahlreichen Abänderungen verhalten, die zu einer »harmonischen Anpassung« gehören.

Man werfe auch nicht ein, dass gerade die grosse Zahl der zur »harmonischen Anpassung« nothwendigen Abänderungen ihre Ausführbarkeit unmöglich mache, da ja die volle Harmonie der Theile erst die Anpassung ausmache, und vorher die Individuen nur unvollkommen angepasst, also nicht erhaltungsfähig wären. Mathematisch beweisbar ist es freilich nicht, dass dem nicht so ist, allein da der ganze Umwandlungsprozess, der die alte Anpassung in eine neue überführen soll, mit den minimalen Schwankungen der Determinanten beginnt, die zuerst durch Germinalselektion bis auf die Stufe des Selektionswerthes geführt werden und dann erst der Personalselektion unterliegen, so wird der ganze Prozess so allmälig und in so kleinen Schritten vor sich gehen, dass die Harmonie der Theile mittelst funktioneller Anpassung, also während des Einzellebens immer bei einer grossen Anzahl von Individuen erhalten bleibt. Diese aber eben sind die Überlebenden im Kampf ums Dasein, zugleich sind dies aber auch Diejenigen, welche auf jeder Stufe des Prozesses die beste Kombination günstig abändernder Determinanten besitzen. Da nun ferner diese günstigen Variationen infolge von Germinalselektion nicht blos Einzel-Variationen von schwankender Bedeutung, sondern bestimmt gerichtete Variationen sind, so muss der ganze Abänderungsvorgang in derselben Richtung in jedem einzelnen Theil weiter gehen, in den er durch Personalselektion hineingetrieben wurde. Indem nun bei jeder Reduktionstheilung die Keimzellen auf die Hälfte ihrer Ide herabgesetzt werden, bietet sich die Möglichkeit, die ungünstig variirenden Ide aus dem Keimplasma der Art allmälig zu entfernen, indem jedesmal die Nachkommen aus den ungünstigsten Id-Kombinationen unterliegen, und indem so von Generation zu Generation das Keimplasma von ungünstig variirenden Iden gesäubert, und die günstigsten Kombinationen, welche Amphimixis bietet, erhalten werden, bleiben schliesslich nur die richtig variirenden Kombinationen übrig, oder doch solche, in denen die richtig variirenden Determinanten in der Überzahl sind, also bestimmend wirken.

Diese Ableitung ist wohl logisch unanfechtbar, wenn man sich einmal auf den Boden der Keimplasma-Theorie stellt; ob sie aber als ein ausreichender Grund für die Einführung der Amphimixis, und für die so überaus zähe Beibehaltung derselben im Laufe der ganzen so ungeheuer langen und reichen Phylogenese betrachtet werden darf, das kann nicht ohne besondere Untersuchung behauptet werden.

Man hat mir öfters eingeworfen, durch Naturzüchtung könne nicht eine Einrichtung entstehen oder erhalten bleiben, welche nicht von unmittelbarem Nutzen für das Individuum sei, an welchem sie auftrete; geschlechtliche Fortpflanzung könne also nicht dadurch sich festgesetzt haben, dass sie die Anpassungen der Arten fördere oder selbst ermögliche, denn diese Anpassungen erfolgten doch nur selten, alle Paar Tausend Generationen oder noch viel seltener; die dazwischen liegenden Generationen aber hätten keinerlei Nutzen von der betreffenden Einrichtung, müssten sie also nach dem Gesetz des Rückschreitens nichtgebrauchter Charaktere längst verloren haben. Ich habe diesen Einwurf früher schon erwähnt, musste es aber bis nach Erörterung der Germinalselektion verschieben, ihn im Genaueren zu widerlegen.

Zugegeben natürlich, dass Charaktere nur solange intakt erhalten bleiben, als sie ihren Trägern von ausschlaggebendem Nutzen sind, dann aber von ihrer Höhe herabzusinken anfangen, zugegeben auch, dass Neu-Anpassungen nicht immerfort, vielfach wohl nur im Abstand langer Generationsfolgen nöthig werden, so scheint mir doch dieser Einwurf nicht haltbar.

Sehen wir zunächst einmal von der ersten Einführung der Amphimixis noch ganz ab und nehmen sie als eine gegebene Einrichtung, deren zähe Beibehaltung wir ergründen wollen.

Ist es nun wirklich so, dass sie blos bei der Neuanpassung einer Art von Bedeutung wird, und hat sie bei dem Verharren der Art im Zustand einer schon gewonnenen Anpassung Nichts zu thun? Nach der Vorstellung, die wir uns von den Vorgängen im Keimplasma soeben gebildet haben, kann das unmöglich so sein, denn danach müssen ja fortwährende kleine Schwankungen der Determinanten in Folge lokaler Schwankungen in den intragerminalen Nahrungsströmen vorkommen, leichte Variationen nach Plus oder nach Minus, und solche Variationen stehen vielfach nicht still, oder schlagen bald wieder in die entgegengesetzte Richtung um, sondern sie steigern sich in der einmal eingeschlagenen Richtung. Nur wenn Personalselektion gegen sie einschreitet, kommen sie zum Stillstand,

und dies geschieht dann, wenn sie Selektionswerth erreichen, d. h. wenn sie ein Mass erreichen, in welchem sie nachtheilig werden im Personalkampf. Wenn nun aber solche germinale Variationsrichtungen immerfort vorkommen, so muss auch Personalselektion immerfort über sie wachen und sie ausmerzen, sobald sie Selektionswerth erreicht haben.

Also, wenn auch eine Art auf das vollkommenste ihren Bedingungen angepasst ist, so müsste sie doch bald degeneriren, wachte nicht Personalselektion über sie, bereit jedes zu Viel oder zu Wenig zu beseitigen, sobald es nachtheilig zu werden beginnt. Nun beruht aber Anpassung einer Art nicht auf der Normirung eines Charakters, sondern sehr zahlreicher, und viele davon variiren gleichzeitig nach oben oder nach unten, und erreichen irgend wann die Grenze des Selektionswerthes. Bestünde nun keine Amphimixis, so müssten entweder alle Individuen mit irgend einer excessiven Variante gleich ausgemerzt werden, oder die Art würde sich erst noch so lange verschlechtern, bis sie in allen ihren Individuen so zahlreiche und so starke excessive Varianten besässe, dass sie durch Degeneration zu Grunde gehen müsste. Aber auch im ersteren Falle würde sie dem Loose des Aussterbens zutreiben, weil excessive Varianten eben in jeder asexuellen Generationsfolge vorkommen, und mit der Zeit bei immer zahlreicheren Determinanten auftreten könnten, ohne dass doch die Möglichkeit gegeben wäre, sie abzustossen, und aus dem Stammbaum herauszubringen.

Erst durch das periodische Eingreifen von Amphimixis wird das möglich und geschieht offenbar, und allein dadurch erhält sich eine Art auf der Höhe ihrer Anpassung. Man braucht sich dabei nicht vorzustellen, dass jede einzelne in ungünstiger Richtung variirende Determinante sofort ausgemerzt werde, sobald sie eben ungünstig wird, d. h. negativen Selektionswerth erreicht, oder — um mich eines von Ammon eingeführten Ausdrucks zu bedienen — sobald sie den neutralen »Abänderungs-Spielraum« überschreitet, d. h. die Variations-Breite innerhalb deren die Variationen weder günstig noch ungünstig sind. Aber sie wird unfehlbar ausgemerzt werden am Laufe der Generationen, besonders sobald eine ganze Anzahl ungünstig variirender Determinanten im Keimplasma zusammentrifft. Die Individuen, welche aus einem so zusammengesetzten Keimplasma hervorgehen, unterliegen in der Konkurrenz, und dadurch wird die Id-Kombination mit excessiven Determinanten ausgemerzt aus dem Anlagen-Bestand der Art. Indem sich das nun so oft

wiederholt, als Ausschreitungen von Iden vorkommen, wird die Art rein erhalten.

Man könnte mir einwerfen, dass durch ein solches stetes Ausmerzen rebellischer Determinanten das Keimplasma derart in seiner reinsten Constitution befestigt werde, dass es schliesslich vor solchen Abirrungen seiner Determinanten geschützt sein müsse, und deshalb zuletzt gar nicht mehr vom richtigen Pfad abweiche, also auch dieser steten Korrektur durch Amphimixis nicht mehr bedürfe.

Ich widerspreche dieser Auffassung nicht; auch ich glaube, dass die Art auf die eben angedeutete Art mehr und mehr in ihrer Constitution befestigt wird, dass dadurch ein immer vollkommneres und stabileres Gleichgewicht des ganzen Determinantensystems herbeigeführt wird, indem die verschiedenen Determinanten des Keimplasmas im Laufe der Generationen in immer kleineren Ausschlägen variiren, also immer seltener den »Abänderungs-Spielraum« überschreiten, — aber ich glaube auch, dass diese berechtigte Folgerung sehr zu Gunsten meiner Auffassung spricht, d. h. für das Beharren der einmal eingeführten Amphigonie.

Zunächst sei nur gesagt, dass es für die Erhaltung einer nützlichen Einrichtung keineswegs nöthig ist, dass sie in jeder Generation ihren Nutzen praktisch bewähre. Wenn z. B. auch der warme Winterpelz einer Säugerart nothwendig ist zu ihrer Erhaltung, so schwindet er doch nicht gleich, wenn einmal ein so warmer Winter eintritt, dass auch Individuen mit schlechterem Pelz ausdauern können. Ja es könnten sich mehrere solche Winter folgen, in denen also eine Ausmerzung schlechterer Pelzbesitzer nicht vorkäme, ohne dass deshalb schon die Dichtigkeit des Winterpelzes bei dieser Art ins Schwanken geriethe, eben weil dieser Charakter bei einer alten, längst völlig angepassten Art überhaupt nur unmerklich mehr variirt, und nur sehr langsam durch direkte Einwirkung auf das Keimplasma, oder durch Panmixie wieder in stärkeren Fluss gebracht werden könnte. Aber genau Dasselbe gilt auch für die Determinanten der Fortpflanzungszellen in Bezug auf ihre Einrichtung für Amphimixis, nur in sehr erhöhtem Masse.

Ehe ich darauf weiterbaue, möchte ich Ihnen aber zeigen, dass der eben aus der Theorie abgeleitete Satz von dem zunehmenden Gleichgewicht des Determinanten-Systems einer Art mit der Dauer ihres Bestandes nicht nur für das ganze System, sondern auch für seine einzelnen Theile, d. h. also für einzelne Charaktere und Einrichtungen an einer Art Gültigkeit besitzt. Die Erfahrung lehrt uns,

dass Charaktere um so strenger und konstanter vererbt werden, je älter sie sind; Gattungscharaktere sind konstanter, als Artcharaktere, Ordnungscharaktere beharrlicher, als Familiencharaktere — das liegt schon in ihrem Namen, aber wir vermögen auch in Bezug auf die Charaktere der Art zu zeigen, dass diejenigen, die schon sehr lang fixirt sind, auch am strengsten und reinsten vererbt werden, d. h. dass ihre Determinanten am wenigsten geneigt sind, nach unten oder nach oben den Abänderungs-Spielraum zu überschreiten.

Zwei Gruppen von Thatsachen beweisen dies; erstens die Beobachtung, dass der so verschiedene Grad von Variabilität, welchen die verschiedenen Arten aufweisen, sich keineswegs auf alle Charaktere der Art in gleichem Masse bezieht, sondern dass die einzelnen Charaktere in sehr verschiedenem Grade variabel oder konstant sein können. Schon vor langen Jahren[1] wies ich auf die Thatsache hin, dass die verschiedenen Stadien in der Lebensgeschichte der Insekten, speziell der Schmetterlinge in ganz verschiedenem Grade variabel sein können, dass z. B. die Raupe sehr variabel, der Schmetterling, der aus ihr hervorgeht, überaus konstant sein kann. Ich schloss daraus, was wohl heute von Niemandem bezweifelt werden wird, dass die Stadien sich unabhängig voneinander phyletisch verändern können, etwa so, dass die Raupe sich einer neuen Lebensweise, einer neuen Nährpflanze, oder neuen Schutzmitteln anpasst, während der Schmetterling davon unberührt ruhig so bleibt, wie er vorher war. Jede Neu-Anpassung bringt nothwendig ein Variabelwerden mit sich und so muss das sich umgestaltende Stadium in eine Periode der Variabilität eintreten, die erst ganz allmälig wieder zu grösserer Constanz gelangt, und zwar um so vollständiger, je längere Generationsfolgen hindurch die Auslese der minder gut Angepassten schon angehalten hat.

Aber nicht nur die einzelnen Entwicklungsstadien können ungleich variabel sein, sondern auch die gleichzeitig auftretenden Charaktere einer Art. Das auffallendste Beispiel dafür, das ich kenne, ist der schon manchmal in diesen Vorträgen erwähnte Blatt-Schmetterling, die indische Kallima paralecta. Bei dieser Art ist die braun und roth gefärbte Oberseite in allen Individuen nahezu gleich in Färbung und Zeichnung, die Unterseite aber, die durch ihre Zeichnung und Färbung die Blattnachahmung so täuschend darstellt, ist

[1] »Studien zur Descendenztheorie«, Leipzig 1876.

dermassen variabel, dass man unter einer grösseren Zahl von Schmetterlingen nicht leicht mehrere findet, die sich so genau gleichen, wie das bei Arten mit konstanter Unterseite der Fall ist. Man werfe nicht ein, dass dies von der weit grösseren Complikation der Zeichnung auf der Unterseite herrühre. Bei manchen unserer einheimischen Schmetterlinge ist die Unterseite wohl ebenso komplizirt in Zeichnung und Färbung und dennoch sehr konstant, in allen Exemplaren fast genau gleich, so z. B. bei Vanessa cardui. Bei Kallima beruht diese grosse Variabilität der Unterseite allerdings nicht blos darauf, dass dieser Charakter erst kürzlich (phylogenetisch gesprochen) erworben wurde, sondern vor Allem darauf, dass die abgestorbenen Blätter, denen sie sich annähert, selbst recht verschieden aussehen, dass manche trocken, andere feucht und mit Schimmel überzogen sind, und dass nun die Anpassungen nach verschiedenen Seiten auseinandergegangen sind, und sich bis heute wenigstens weder zu einem einzigen konstanten Typus vereinigt haben, noch in zwei oder drei distinkt getrennte auseinandergegangen sind. Die verschiedenen Blatt-Bilder scheinen nahezu gleich gut sie ihren Feinden zu verbergen, und so findet noch immerfort Kreuzung derselben untereinander und Vermischung der Bilder statt.

Eine zweite Gruppe von Thatsachen, welche darauf hinweist, dass alte Charaktere weniger geneigt sind, den neutralen Abänderungs-Spielraum zu überschreiten, besteht in der Erfahrung der Züchter und besonders der Gärtner mit wilden Pflanzen, die man der Kultur unterwirft, um Varietäten zu erhalten. Es hat sich dabei herausgestellt, dass die wilde Pflanze eine oft lange Reihe von Generationen hindurch trotz stark veränderter Lebensbedingungen keine irgend erheblichen Variationen hervorbringt, dass dann aber ein Moment kommt, in dem einzelne Variationen erscheinen, die man dann durch Züchtungs-Manipulationen zu Spielarten mit grossen, auffallend gefärbten Blumen oder sonstigen Auszeichnungen steigern kann. DARWIN nannte dies ein Erschüttertwerden der Constitution der Art; die feste und schwer veränderliche »Constitution« besteht aber eben darin, dass bei alten und längst gut angepassten Arten die Determinanten nur einen sehr schmalen Abänderungs-Spielraum mehr besitzen, und wegen ihrer grossen Übereinstimmung nicht leicht und immer nur langsam in stärkere Überschreitungen hineingetrieben werden.

Wenden wir nun dies Ergebniss auf die Einrichtung der Amphimixis und der Amphigonie an, so leuchtet es ein, dass diejenigen

Determinanten des Keimplasmas, welche diese Charaktere bestimmen, fester und unveränderlicher sein müssen, als alle anderen, welche eine Art besitzt, denn sie sind unendlich viel älter als jene. Sie sind älter als alle Artcharaktere, älter als die Charaktere der Gattung, der Familie, der Klasse, ja des ganzen Thierkreises, dem ein höheres Thier — etwa ein Wirbelthier — angehört, denn die Urwirbelthiere schon besassen sie. Wir könnten uns also nicht wundern, wenn Amphigonie durch Hunderte und Tausende von Generationen festgehalten würde, auch wenn sie während dieser Zeit gar nicht durch Selektion im Keimplasma von Neuem befestigt würde. Wir könnten uns eher darüber wundern, dass eine so uralte, im Keimplasma so fest begründete Einrichtung doch wieder aufgegeben werden kann, wenn es im Vortheil der Art liegt, wie dies bei Parthenogenese geschieht.

Ich habe diese ganze Erwägung Ihnen deshalb vorgeführt, weil ich glaube, dass wir zur Erklärung der Allgemeinheit der Amphigonie dieses Beharrungsvermögens der Sexual-Determinanten bedürfen. Das Vorkommen reiner Parthenogenese, ohne dass doch Degeneration der Art eintritt, lässt sich kaum anders verstehen, als dadurch, dass die Artconstanz auch ohne stetes Dazwischentreten von Amphimixis erhalten bleibt, wenn sie einmal erreicht wurde. Wie lange sie sich erhält, ist eine andere Frage, die schwer oder gar nicht zu beantworten ist, da Arten mit rein parthenogenetischer Fortpflanzung selten sind, und da wir nichts Sicheres darüber wissen, wie lange Amphimixis bei ihnen schon aussetzt. »Nicht lange«, so wird im Allgemeinen bei den wenigen Thieren, die hier in Betracht kommen, die Antwort lauten, aber ob dieses »nicht lange« Hunderte oder Tausende von Generationen bedeutet, müssen wir unentschieden lassen. Soviel können wir nur sagen, dass bei allen Thierarten, bei denen das männliche Geschlecht ganz oder bis auf minimale Reste ausgefallen ist, bis jetzt wenigstens Spuren von Entartung nicht zu erkennen sind, ja dass sogar Organe, die durch das Ausfallen der Amphigonie ausser Thätigkeit gesetzt und funktionslos sind, dennoch sich in manchen Fällen bis jetzt in vollkommener Reinheit erhalten haben. Ich werde später darauf zurückkommen, und möchte jetzt zunächst das Bild vervollständigen, das wir uns von der Wirkung, und damit also auch der Bedeutung und der Erhaltungsfähigkeit der Amphigonie machen können.

Wir haben gesehen, dass durch Amphigonie nicht nur die Möglichkeit zu der stets wieder von Neuem erforderlichen »harmonischen

Anpassung« gegeben wird, sondern dass sie auch durch die stete Kreuzung der Individuen während Fortdauer der Auslese der Minderguten eine allmälig sich steigernde Constanz der Arten herbeiführt. Diese nun wird von manchen Schriftstellern als die einzige Wirkung derselben genommen. So neuestens noch von HATSCHEK, dessen Meinung oben schon widerlegt wurde.

Auch HAYCRAFT sieht die Bedeutung der Amphigonie lediglich in der Ausgleichung der Unterschiede, welche sie bewirke; QUETELET und GALTON hätten gezeigt, dass Kreuzung zu einem Mittel hinführe, das sich dann konstant erhalte. HAYCRAFT stellt sich vor, dass eine Art nur dann konstant bleiben könne, wenn ihre Individuen fortwährend sich vermischen, andernfalls müsse sie in verschiedene Formen auseinander gehen, weil das »Protoplasma« die Tendenz zu stetem Variiren in sich trage. Die Umwandlung der Arten werde durch diese Variationstendenz bewirkt, die Beharrlichkeit und Constanz bereits ihren Lebensbedingungen angepasster Arten durch die stete Vermischung und Ausgleichung der Individuen.

Wenn nun auch gerade die vorhin erwähnten Fälle grosser Artconstanz bei rein parthenogenetischer Fortpflanzung nicht für das vollkommene Zutreffen dieser Anschauung sprechen, so ist doch der Grundgedanke derselben sicherlich richtig, dass nämlich Amphigonie ein wesentlicher Faktor der Arterhaltung ist, ja auch der Artbildung; gewiss würden wir weder Gattungen noch Arten in der lebenden Natur finden, wenn Amphigonie nicht existirte; aber so einfach ist die Sache doch nicht, dass Amphigonie und Variation gewissermassen Antipoden-Kräfte wären, von denen die erste die Constanz der Art, die zweite die Umbildung derselben zu besorgen hätte. Nach meiner Meinung wenigstens gibt es überhaupt keine »Tendenz« des Protoplasmas zu variiren, wenn auch wohl ein stetes Schwanken der Charaktere, das auf der unvollkommenen Gleichheit der äusseren Einflüsse, vor Allem der Ernährung beruht. Dies kommt denn, soweit es am Keimplasma abläuft, allerdings auf ein stetes Auf- oder Ab-Variiren der erblichen Eigenschaften hinaus, und müsste zu immer grösserer Ungleichheit der Individuen führen, wäre nicht Amphigonie da, und gliche die entstandenen Verschiedenheiten durch immer wieder erneute Vermischung der Individuen aus. QUETELET und GALTON haben gezeigt, dass die Tendenz dieser Vermischung nach der Herstellung einer Mittleren abzielt; die Eigenschaften der Menschen, z. B. die Körpergrösse, schwankt um eine Mittlere herum, welche zugleich das Maximum der Häufigkeit zeigt, und die Häufigkeits-Curve

der verschiedenen vorkommenden Körpergrössen ergibt eine völlig symmetrische Gestalt, so also, dass die mittlere Grösse am Häufigsten, die Abweichungen davon aber nach Oben und Unten entsprechend der Grösse ihrer Abweichung seltener vorkommen, demnach die Grössten und Kleinsten am seltensten sind.

Also existirt wirklich eine Ausgleichung der Variationen durch Amphimixis, die Frage ist nur: Wie kommt sie zu Stande? Sicherlich verhält sich die Sache nicht so, wie wenn man gleiche Mengen weissen Wein mit rothem mischt, um daraus einen sog. »Schiller« zu machen. Das beweist schon der Umstand, dass die Mischung sehr verschieden ausfallen kann, auch wenn die beiden Weine, d. h. die Eltern, die gleichen waren: die Kinder eines Elternpaars sind nicht gleich. Während man aber den »Schiller« nicht wieder auseinandergiessen kann in Roth- und Weisswein, kommt dies bei der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht selten, und zuweilen so überwiegend vor, dass der Enkel wieder das volle Bild des einen oder des anderen Grosselters darstellt, wie das am schärfsten bei den Pflanzenbastarden nachgewiesen wurde.

Hier liegt also ein tiefgreifender Unterschied vor, der darauf beruht, dass das, was bei der Amphigonie gemischt wird, nicht etwas Einheitliches, sondern schon selbst etwas Zusammengesetztes ist, nicht eine einfache, einheitliche Entwicklungstendenz, gebunden an einen einfachen und zertheilbaren Stoff, sondern eine Combination mehrerer oder vieler Entwicklungstendenzen, gebunden an mehrere, gleichwerthige, aber verschieden stoffliche Einheiten. Diese Einheiten aber sind die Ide oder Ahnenplasmen, und wir haben ja gesehen, in welcher Weise dieselben durch die Reduktionstheilung nicht nur halbirt, sondern auch neu kombinirt werden.

Diese Ide nun unterscheiden sich in demselben Keimplasma zwar nur wenig; bei längst fixirten Arten sind die meisten wohl nur entsprechend den individuellen Unterschieden des fertigen Organismus verschieden, völlig gleich aber sind sie nur bei zwei Iden, die durch Theilung eines Mutterids entstanden sind. Sehen wir davon einmal hier ab, und nehmen alle Ide eines Keimplasmas als verschieden an, so setzt sich das Keimplasma des Vaters *A* z. B. aus den Iden *A* 1—100 zusammen, das der Mutter *B* aus den Iden *B* 1—100. In jeder reifen Keimzelle dieser Eltern sind aber nur 50 Ide enthalten, und wenn wir annehmen, dass die Mischung der Ide rein vom Zufall bestimmt wird, so können in den verschiedenen Keimzellen *A* und *B* die verschiedensten Combinationen von Iden zu liegen kommen, z. B.

A 1, 3, 5, 7, 9, 11 . . . . . bis 99, oder *A* 1—10 und 20—30, und 40—50 u. s. w., ebenso bei den Keimzellen *B*. Kämen nun alle Keimzellen zur Entwicklung, welche von *A* und von *B* hervorgebracht würden, oder auch nur alle Eizellen, so müssten die Tausende oder Hunderttausende von Kindern dieses Paars alle überhaupt möglichen Mischungen ihrer Charaktere aufweisen, und zwar jede in derselben Anzahl nach den Regeln der Wahrscheinlichkeitsrechnung. Dies geschieht nun aber bekanntlich nicht; von den Tausenden von Eizellen des Menschen z. B., welche im Laufe des Lebens in einem weiblichen Individuum zur Reife kommen, entwickeln sich selten mehr als zehn, nie mehr als dreissig und diese werden gänzlich unabhängig von ihrer Id-Mischung rein durch den Zufall bestimmt. Es ist also rein Zufallssache, welche der im Keimplasma eines Individuums enthaltene Anlagen-Complexe auf Nachkommen übergehen und welche nicht, und ebenso rein Zufall, welche von den möglichen Id-Combinationen zur Entwicklung kommen; es kann also auch — so möchte man sagen — eine irgendwie regelmässige Ausgleichung der Gegensätze in den Anlagen der Eltern, oder der Unterschiede in ihren Charakteren nicht eintreten, im einen Fall gibt es eine Mittelbildung, im anderen schlägt das Kind dem Vater oder der Mutter nach, im dritten und wohl häufigsten folgt das Kind in einigen Charakteren dem Vater, in anderen der Mutter. Wir haben ja früher gesehen, wie sich diese Thatsache aus den Voraussetzungen der Keimplasmatheorie erklärt.

Wie kommt nun aber die GALTON'sche Häufigkeitskurve der Variationen zu Stande? Warum sind die Mittelgrössen irgend eines Charakters die bei Weitem häufigsten, und warum nimmt die Häufigkeit einer Variation mit deren Annäherung an die beiden Extreme gleichmässig ab? Man wird darauf antworten: weil der Prozess der Vermischung durch Amphigonie fort und fort geht durch zahlreiche Generationen, und weil dadurch eine Eliminirung des Zufalls, die Feststellung des Durchschnitts zu Stande kommen muss.

Das reicht indessen noch nicht vollständig aus zur Erklärung, denn die Erfahrung zeigt, dass es auch asymmetrische Häufigkeitskurven der Variationen gibt, und zwar bei Arten mit geschlechtlicher Fortpflanzung. Wie DE VRIES kürzlich gezeigt hat, gibt es auch »halbe Galton-Curven«, d. h. solche Curven, welche auf ihrer höchsten Höhe plötzlich abbrechen. Man wird daraus den Schluss ziehen müssen, dass die Häufigkeit der verschiedenen Variationen eben nicht blos von ihrem Grad, sondern auch von der grösseren oder geringeren

Leichtigkeit (Häufigkeit) abhängt, mit welcher sie aus der Constitution der Art hervorgehen.

Diese Verhältnisse lassen sich leicht klar machen, wenn man die Darlegungen und besonders die graphische Darstellung zu Hülfe nimmt, welche AMMON von dem »Abänderungs-Spielraum« gegeben hat. Denkt man sich die vorkommenden indifferenten Variationen eines beliebigen Charakters einer Art in eine Reihe geordnet von der kleinsten bis zur grössten Variation aufsteigend, so kann man diese Linie als Abscissenaxe betrachten, und auf ihr Ordinaten auftragen, die der Häufigkeit der betreffenden Variation durch

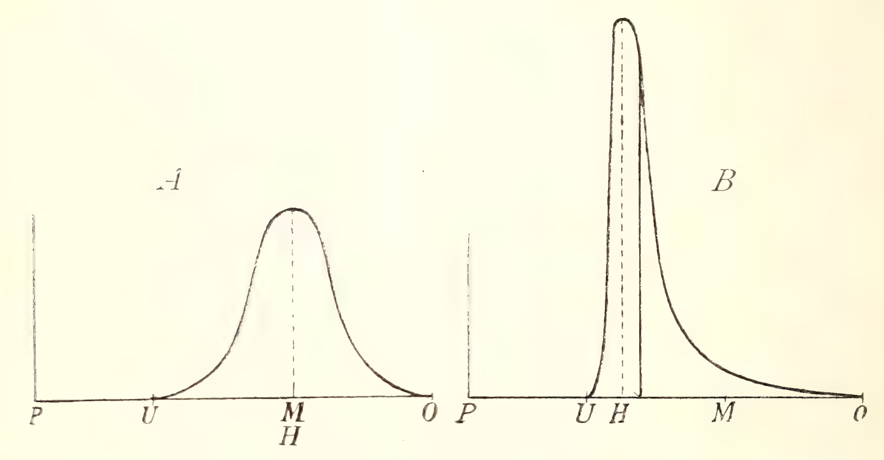


Fig. 120. *A* Symmetrische und *B* asymmetrische Häufigkeitskurve nach AMMON. *U* untere, *O* obere Grenze der individuellen Variation, *U O* also der »Abänderungsspielraum, *M* Mitte desselben, *H* grösste Häufigkeit der Variationen.

ihre verschiedene Länge Ausdruck geben. Verbindet man dann die Spitzen der Ordinaten, so erhält man die Häufigkeits-Curve (Fig. 120 *A*), welche eben nach GALTON eine symmetrische sein soll, und in den meisten Fällen auch wirklich ist. AMMON nennt nun den Raum zwischen der kleinsten und grössten indifferenten Variation den »Abänderungs-Spielraum«, d. h. den Spielraum, innerhalb dessen alle Variationen gleich vortheilhaft sind für die Art. Derselbe fällt nicht mit der Variationsbreite überhaupt zusammen, denn es können auch stärkere Abweichungen unter dem Anfang und über dem oberen Ende des Abänderungsspielraums vorkommen, die aber dann als unvortheilhaft der Scheere der Personalselektion anheim fallen. Der Abänderungsspielraum könnte auch die Schonbreite der Variation

genannt werden, weil die in ihn fallenden Variationen von der ausmerzenden Thätigkeit der Auslese verschont bleiben, oder auch die Variationsbreite der Überlebenden, weil nur Diejenigen durchschnittlich überleben, deren Abweichungen nicht über diese Breite hinausgehen.

Letzteres besagt, dass Variationen unter *U* (der unteren Grenze der Schonbreite) und über *O* (der oberen Grenze) zwar vorkommen können, aber nicht überleben und Nachkommen hinterlassen, und daraus lässt sich dann leicht verstehen, warum bei Charakteren, deren verschiedene Grade mit gleicher Leichtigkeit aus der Constitution der Art hervorgehen, durch die stete Kreuzung allmälig eine symmetrische Häufigkeitskurve sich bilden muss. Offenbar werden solche Individuen, welche gerade an der Grenze der noch zulässigen Variationen stehen, unter sonst gleichen Verhältnissen weniger Nachkommen hinterlassen, als solche, die der Mitte der Schonbreite sich nähern; denn da der betreffende Charakter in den Kindern nach beiden Seiten hin variiren kann, so wird es an der unteren Grenze unter den Nachkommen eines Paares immer auch solche geben, die unter die Schongrenze fallen, an der oberen solche, die über die obere Schongrenze fallen. Das wird auch dann vorkommen, wenn die Paarung mit Individuen der Mitte oder des anderen Endes der Abscisse stattfand, denn es gibt immer auch Fälle von Überwiegen des einen Elters in der Vererbung. Von den Nachkommen der Grenz-Individuen wird also immer ein höherer Prozentsatz der Vernichtung anheimfallen, und ihre Häufigkeit muss daher eine geringere sein. Wenn also auch im Anfang der Beobachtungsreihe ein Zustand vorgelegen hätte, in welchem alle Ordinaten der Schonbreite gleich hoch gewesen wären, so müssten doch sehr bald die den Grenzpunkten genäherten Ordinaten niedriger werden, und zwar im Verhältniss ihres Abstandes vom Grenzpunkt, und die Häufigkeitskurve, welche anfänglich eine gerade Linie gewesen wäre (nach unserer für natürliche Verhältnisse nicht zutreffenden Annahme), würde eine symmetrische Curve werden, in der Mitte am höchsten, nach beiden Seiten hin gleichmässig abfallend.

AMMON hat schon entwickelt, unter welchen Voraussetzungen die Häufigkeitskurve asymmetrisch werden muss. Erstens, wenn die Fruchtbarkeit gegen die obere oder gegen die untere Grenze der Schonbreite hin eine grössere ist; zweitens, wenn Germinalselektion die Variation in bestimmte Richtung drängt, also nach oben, oder nach unten, und drittens, wenn »die natürliche Auslese an der oberen

oder der unteren Grenze verschiedenartig eingreift. Von diesen drei Möglichkeiten sind die beiden ersten wohl als völlig zutreffend anzuerkennen, die dritte dagegen wird, wie mir scheint, nur eine zeitweise Asymmetrie der Curve veranlassen können, solange nämlich, bis wieder ein Gleichgewichtszustand erreicht ist; das kann freilich unter Umständen sehr lange dauern.

Asymmetrische Häufigkeitskurven (Fig. 120 *B*) entstehen also z. B., wenn die intragerminalen Verhältnisse (die »Constitution« der Art) leichter, und deshalb auch häufiger die extremste Variation hervorbringt. In diesem Falle kann sich die Schonbreite nur einseitig ausdehnen und muss so bleiben. Wenn z. B. bei Caltha palustris, der Dotterblume, nach DE VRIES unter hundert Blumen solche mit fünf, sechs, sieben und acht Kronenblättern sich befinden und zwar in folgendem Verhältniss:

Kronenblätter:	5	6	7	8
Zahl der Blüthen:	72	21	6	1

so gibt dies eine solche asymmetrische Häufigkeitskurve. Nehmen wir die ganze Variationsbreite als Schonbreite, d. h. nehmen wir an, dass es für die Art gleichgültig sei, ob ihre Blumen 5, 6, 7 oder 8 Kronenblätter haben, so kann das Überwiegen der fünfblättrigen seinen Grund wohl nur darin haben, dass aus der inneren Struktur der ganzen Pflanze viel leichter 5 als 6 und mehr Blumenblätter hervorgehen.

Hier liegt das Maximum der Häufigkeit an der unteren Grenze der Variation, es kann aber auch an der oberen liegen. So variiren nach DE VRIES die Blüthen von Weigelia in Bezug auf die Zahl ihrer Kronenzipfel in folgender Weise. Sechszipflige Kronen fehlten, und unter 1167 Blüthen befanden sich:

Zipfel der Krone	3	4	5
Zahl der Blüthen	61	196	888.

Es ist also klar, dass Amphimixis zwar ein wesentlicher Faktor bei der Formenfeststellung ist, dass sie aber keineswegs allein dieselbe bestimmt, dass nicht immer das Mittel aus den vorkommenden Variationen auch die häufigste Variation ist, sondern dass die Gestalt der Häufigkeitskurve noch durch andere Faktoren bestimmt wird, nämlich durch germinale und personale Selektion und die durch sie hervorgerufene Variationsrichtung.

Man wird sich vielleicht die ausgleichende Wirkung der Amphigonie so vorstellen dürfen, dass bei jeder Neuanpassung, betreffe sie nur einen einzelnen Charakter oder den ganzen Körper, zuerst eine grosse

Variationsbreite eintritt, die dann nach und nach durch fortdauernde Beschneidung von Seiten der Selektion abnimmt, um schliesslich — wenn die höchste Constanz der Art oder des Charakters erreicht ist, nur wenig noch über den »Anpassungsspielraum« oder die »Schonbreite« hinauszugehen.

Eine der Wirkungen der Amphimixis wäre also: zunehmende Einengung der Variationsbreite oder wie wir gewöhnlich sagen: allmäliges Constantwerden des Formenkreises: Verdichtung zu einer Art. Inwieweit das Letztere nothwendig oder nützlich ist, inwieweit also auch hierin ein Zwang zur Beibehaltung der Amphimixis gesehen werden könnte, soll später in dem Kapitel über Artbildung besprochen werden. Meine Ansicht geht aber dahin, dass allein schon die Ermöglichung der Neuanpassung der Lebensformen durch Amphimixis und der mit ihr verbundenen Fortpflanzungsweise der Amphigonie einen zureichenden Grund für ihre Beibehaltung bildete, sobald sie einmal in die Lebenserscheinungen eingeführt war.

XXIX. Vortrag.

Allgemeine Bedeutung der Amphimixis, Fortsetzung.

Meine Herren! Wir haben zu verstehen gesucht, warum Amphimixis in die Lebensvorgänge eingeführt worden ist, und hätten uns nun zu der Frage zu wenden, wann und wie, d. h. in welcher Form sie zuerst eingeführt worden ist. Zuvor möchte ich nur noch ein Paar Worte über ihre Verbindung mit der Fortpflanzung sagen, wie sie bei allen vielzelligen Organismen uns entgegentritt, und bei den höheren Typen unter ihnen so ausnahmslos, dass man bis vor nicht allzu langer Zeit Amphimixis und Fortpflanzung für ein und dasselbe hielt, und jede Vermehrung an »Befruchtung« gebunden glaubte. Wir sahen, dass dem nicht so ist, dass vielmehr beide Vorgänge eigener Art sind, die eher als Gegensätze, denn als gleiche Grössen bezeichnet werden können, denn Fortpflanzung ist stets Vermehrung der Individuenzahl, Amphimixis aber bedeutet ursprünglich wenigstens ihre Verminderung auf die Hälfte.

Dementsprechend fanden wir denn auch bei den Einzelligen Amphimixis nicht verbunden mit der Fortpflanzung, sondern eingeschaltet zwischen die Theilungen, und zwar nicht etwa derart, dass jeder Vermehrung durch Theilung eine Amphimixis vorherginge, sondern so, dass nur von Zeit zu Zeit, nach zahlreichen, hunderten von Theilungen eine Verschmelzung zweier Thiere sich einschiebt.

Es liegt auf der Hand, dass dies so sein muss, da durch regelmässige Einschiebung von Amphimixis zwischen je zwei Theilungen, eine Vermehrung der Individuenzahl überhaupt nicht erreicht würde, wenigstens nicht bei völliger Verschmelzung der kopulirenden Individuen.

Weshalb nun aber ist bei den Vielzelligen eine so enge, und bei den höheren Typen eine so unauflösliche Verbindung zwischen Fortpflanzung und Amphimixis eingetreten, dass »Befruchtung« geradezu als die »Conditio sine qua non« der Fortpflanzung auftritt, und uns noch vor nicht langer Zeit als die »Belebung des Eies«, oder als der »zündende Funke« erscheinen konnte, der das Pulverfass zur Explosion bringt?

Der Grund hiervon ist nicht schwer zu entdecken, er liegt in dem Bau der Vielzelligen und in ihrer Differenzirung nach dem Prinzip der Arbeitstheilung, darin, dass hier nur bestimmte Zellen noch zur Fortpflanzung, d. h. zur Hervorbringung des Ganzen fähig sind, dass also nur an diesen noch der Vorgang der Amphimixis sich abspielen konnte, falls seine Bedeutung in seiner Nachwirkung auf die folgenden Generationen lag. Wohl sehen wir ja noch bei vielen der niedersten Vielzelligen, z. B. den Volvox-Arten, dass ausser den Geschlechtszellen auch noch andere, den Eizellen ganz ähnliche Fortpflanzungszellen vorkommen, deren Entwicklung zu einer neuen Zellenkolonie ohne Amphimixis erfolgt, allein je höher wir in der Thier- und auch der Pflanzenreihe emporsteigen, um so seltener werden die »ungeschlechtlichen« Keimzellen, die »Sporen«, und bei den höchsten Thiertypen fehlen sie ganz, und die Fortpflanzung erfolgt nur noch durch »Geschlechtszellen«.

Ich möchte die Ursache dieser auffallenden Erscheinung hauptsächlich darin suchen, dass, wenn überhaupt Amphimixis beibehalten werden musste, dies um so schwieriger bewerkstelligt werden konnte, je höher und komplizirter die Organismen sich differenzirten, und je verwickeltere Anpassungen deshalb nothwendig wurden, um die Vereinigung der beiden Keimzellen überhaupt noch zu ermöglichen. Da ist zuerst die Trennung in zweierlei Geschlechtszellen, deren weitgehende Differenzirungen und genaueste Anpassungen an minutiöseste Verhältnisse wir früher besprachen, dann folgen die unzähligen Einrichtungen, die das Sich-Begegnen der Geschlechtszellen herbeizuführen haben, die Begattungsvorrichtungen und schliesslich noch die Instinkte, welche die Geschlechter zusammenzwingen, die Lockmittel, welche dabei als Schmuckfarben und -Formen, reizende Düfte und Töne zur

Anwendung gelangen, kurz der ganze so verschiedenartige und so zusammengesetzte Apparat, der immer raffinirter ausgearbeitet erscheint, je höher der Organismus selbst auf der Stufenleiter des Lebens steht. Wenn man sich vergegenwärtigt, wie schliesslich die geschlechtlichen Differenzirungen so weit gehen, dass sie den ganzen Organismus geradezu beherrschen, in seiner äusseren Erscheinung wie in seinem inneren Wesen, seinen Empfindungen, Neigungen, Instinkten, seinem Wollen und Können, somit auch in seinem Bau bis in die feinsten Nervenelemente hinein, so begreift man, dass eine Fortpflanzungsweise, welche einen solch' zusammengesetzten Apparat erfordert, auf welche gewissermassen der ganze Organismus von der Geburt bis zum Tode zugeschnitten worden ist, die einzige bleiben musste, dass neben ihr zur Beibehaltung wesentlich anderer Fortpflanzungsweisen mit wesentlich anderen Anpassungen kein Platz mehr war, oder bildlich ausgedrückt, dass die Kraft der Anpassung, welche den Organismen innewohnt, sich in der Herstellung dieses wunderbaren Apparates erschöpfte, jede andere neben ihr ausschliessend.

So hoch entwickelt finden wir den Fortpflanzungsapparat freilich nur bei den Wirbelthieren, aber auch schon bei Mollusken und Gliederthieren ist die »geschlechtliche«, d. h. die mit Amphimixis verbundene Fortpflanzung die herrschende. Allerdings kommt bei den Letzteren Parthenogenese vor, indem geschlechtlich differenzirte weibliche Keimzellen durch einige kleine Abänderungen bei der Eireifung zur Entwicklung ohne vorhergehende Amphimixis befähigt werden, aber das geschieht doch nur in ganz besonderen Fällen als Anpassung an ganz besondere Lebensumstände, und kann nur als eine zeitweise Aufhebung der Verbindung von Amphimixis und Fortpflanzung betrachtet werden; es sind zum Theil dieselben, auf Amphimixis eingerichteten Eier, welche sich parthenogenetisch entwickeln, wie es dieselben, geschlechtlich differenzirten Thiere sind, ächte Weibchen, welche die Eier hervorbringen, oft sogar auch dann zum Theil noch, wenn die Differenzirung zu Gunsten der Parthenogenese noch weiter vorgeschritten ist, und die Eier in befruchtungsbedürftige und parthenogenetische gesondert hat (Winter- und Sommereier der Daphniden). Parthenogenese ist nicht ungeschlechtliche, sondern eingeschlechtliche Fortpflanzung, eine Vermehrungsweise, die uns lehrt, dass auch bei hoch differenzirten Thieren die scheinbar unlösliche Verbindung von Fortpflanzung und Amphimixis wieder gelöst werden kann, wenn es erforderlich ist.

Wenn aber überhaupt Amphimixis bei den höheren Thierformen

im Allgemeinen beibehalten werden musste — und wir sehen, dass dem so war — so konnte dies nur mittelst einzelliger Keime geschehen, denn Amphimixis ist in erster Linie eine Kernverschmelzung, und darin liegt der Grund, warum wir die sog. »vegetative« Vermehrung bei den Thieren wenigstens immer mehr zurücktreten und schon von den Gliederthieren an ganz verschwinden sehen.

Kehren wir nun zu der Anfangs aufgeworfenen Frage zurück, wann und in welcher Form wohl Amphimixis zuerst in die Organismenwelt eingeführt worden ist. Die beste Beantwortung derselben wäre die durch Beobachtung; wir müssten uns an die niedersten Organismen wenden, welche sie noch besitzen und zusehen, ob sie dort etwa in einfacherer Form auftritt, so dass wir daraus Schlüsse auf ihre Herkunft und ursprüngliche Bedeutung ziehen können, denn es wäre ja a priori wohl möglich, dass diese eine andere gewesen, als sie es bei den relativ höheren Organismen heute ist, dass also ein Funktionswechsel allmälig eingetreten ist.

Sicherlich kann nun der ganze verwickelte Complex von Anpassungen, der die Copulation zweier Geschlechtszellen bei Thieren und Pflanzen heute herbeiführt, kann die Differenzirung von zweierlei »geschlechtlich« antagonistischen Zellen mit allen ihren Spezialanpassungen, kann die Reduktion der Chromosomen, die Ausbildung des ganzen karyokinetischen Apparats, sammt den Centrosphären u. s. w nicht mit einem Schlag durch zufällige Variation entstanden sein, vielmehr nur allmälig, Schritt für Schritt, wie alle anderen Anpassungen und auf Grund von »zahllosen äusseren und inneren Bewirkungen«. Aber warum sollte diese Einrichtung, die heute so verwickelt ist, nicht einen einfachen Anfang gehabt haben? Warum könnte nicht dieser Anfang die einfache Vereinigung der Protoplasmakörper zweier kernloser Moneren gewesen sein, zu denen später nach der Bildung von Kernsubstanzen dann die Vereinigung dieser gefolgt wäre, um schliesslich nach der Entstehung eines ausgebildeten Kerns mit bestimmter Chromosomenzahl, mit Theilungsapparat, Membran u. s. w. die volle Amphimixis folgte, wie wir sie heute kennen? Und wie viele Zwischenstufen lassen sich da noch einschalten zur Ausgleichung der grossen Sprünge zwischen diesen drei Hauptstufen.

Etwas Anderes ist es, wieviel sich von diesen denkbaren Vorstufen der heutigen Amphimixis thatsächlich noch nachweisen lässt. Sehen wir uns unter den bis heute vorliegenden Beobachtungen um, so begegnen wir zunächst der gewiss auffälligen Thatsache, dass

davon nur Wenig bis jetzt bekannt geworden, dass vielmehr der ganze Vorgang sich schon bei recht niederen Lebensformen in ähnlicher Weise abspielt, wie bei jenen höheren. Amphimixis ist auch bei Einzelligen in weiter Verbreitung jetzt nachgewiesen, aber nicht in einer wesentlich einfacheren Gestalt als bei Vielzelligen. Wir sahen ja, dass bei den Wimper-Infusorien sogar die Reduktionstheilungen schon bestehen, zwei an der Zahl, und dass von den vier Kernen, welche aus der zweifachen Theilung des ursprünglichen Kernes hervorgehen, drei sich wieder auflösen, und nur der vierte sich durch abermalige Theilung in einen männlichen und weiblichen »Vorkern« theilt, welche dann die Amphimixis mit den ensprechenden Vorkernen des anderen Thieres vollziehen (vergl. Fig. 85, 4—7, *I* p. 351). Dieses, wie die Existenz eines besonderen Theilungsapparates und von Chromosomen lassen den ganzen Vorgang kaum minder verwickelt erscheinen, als bei der Befruchtung der Vielzelligen. Ganz ähnlich aber steht es auch schon bei weit niederen Einzelligen, z. B. bei Noctiluca (Fig. 83, *I* p. 348). Allerdings kennt man bei diesem und bei anderen Rhizopoden eine Reduktionstheilung noch nicht, aber ihr Vorhandensein bei niederen Algen (Basidiobolus), und vor Allem bei jenen niederen Einzelligen, welche die Malaria erzeugen und ihren Verwandten, wie sie als »Coccidien« in den Blut- und Darmzellen von Thieren leben, lassen erwarten, dass man sie auch dort noch allgemein nachweisen wird.

Bei den Coccidien, diesen niederen, aber doch schon mit Kern versehenen, also einzelligen Wesen ist sogar der zur Amphimixis gehörige Apparat von Anpassungen grösser und komplizirter, als bei den eben erwähnten Rhizopoden. Denn während bei jenen die beiden kopulirenden Zellen äusserlich völlig gleich sind, unterscheidet sich bei diesen die männliche von der weiblichen Zelle, ja die Unterschiede sind so gross, wie sie sonst meist nur bei Vielzelligen vorkommen.

Wir verdanken vor Allen SCHUBERG, SCHAUDINN und SIEDLECKI unsere heutige Kenntniss dieser Vorgänge, und wegen ihrer theoretischen Tragweite möchte ich Sie hier mit dem Wesentlichsten derselben bekannt machen.

Eines dieser Coccidien lebt in den Epithelzellen des Darms eines kleinen Tausendfüsslers Lithobius. In Fig. 121 sieht man den Parasiten als sog. »Sporozoiten«, d. h. als kleine, sichelförmige Zelle, die zuerst sich frei in der Darmhöhle des Wirthes bewegt (1), sich dann aber bald in eine Epithelzelle einbohrt (2). Dort wächst sie heran,

bis zur Kugelform (3), um dann nach Aufzehrung der Wirthszelle, durch einen eigenthümlichen Theilungsvorgang (Schizogonie) in eine grössere Anzahl von kleinen, wieder sichelförmig gestalteten, kernhaltigen Theilstücken, Schizonten, zu zerfallen, deren jede nun wieder wie bei (2) in eine Epithelzelle eindringen und denselben Weg der

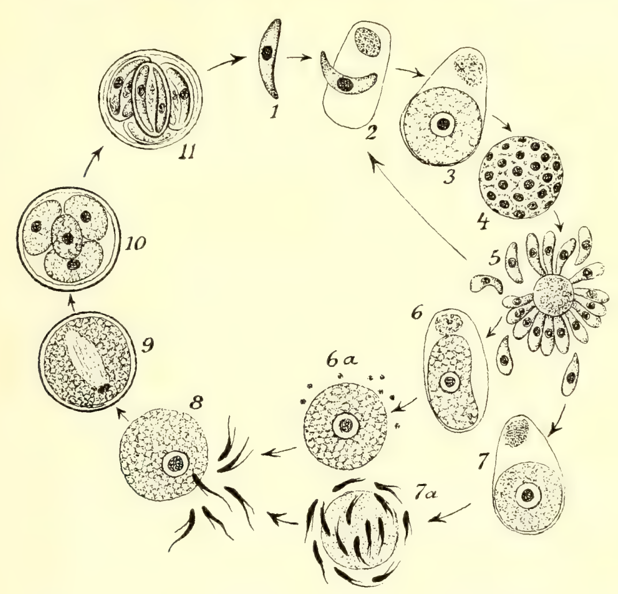


Fig. 121. Lebenskreis von Coccidium Lithobii, einem Zell-Parasiten des Tausendfusses, Lithobius, nach SCHAUDINN. *1* ein Sporozoit, *2* derselbe in eine Darmepithelzelle eindringend, *3* derselbe zur Theilungsfähigkeit herangewachsen (sogen. »Schizont«), *4* derselbe in Theilung begriffen und in *5* in viele Theilstücke zerfallen, die sich von dem im Centrum übrigbleibenden »Restkörper« loslösen, und entweder wieder wie *1* in Epithelzellen einwandern und dieselbe Entwicklung wiederholen, oder aber zur geschlechtlichen Fortpflanzung übergehen, indem sie sich nach Ausstattung eines Theils des Kerns (Reduktion) in den Zustand *6* und *6a* verwandeln, den »Makrogamet« (die Eizelle) oder in die Mutterzelle von Mikrogameten (Samenzellen) *7* und *7a*. *8* stellt das Eindringen einer Samenzelle in die Eizelle dar (Amphimixis), *9* die befruchtete Eizelle, die sogen. Oocyste oder Dauerspore, aus welcher durch mehrfache Theilung (*10* und *11*) wieder Sporozoiten wie *1* hervorgehen und der Kreislauf von Neuem beginnt.

Entwicklung nochmals verfolgen kann, so dass auf diese Weise eine grosse Zahl von Zellen im Darm desselben Wirthes von den Parasiten befallen wird. Aber es gibt noch eine andere Art der Vermehrung, und diese ist mit Amphimixis verbunden und führt zugleich zur Bildung von Dauerkeimen, welche eingeschlossen in einer Kapsel oder Cyste mit den Fäces des Wirthes nach aussen gelangen und nun die Infektion anderer Tausendfüssler vermitteln. Die Schizonten,

welche diesen Weg einschlagen, entwickeln sich zu sog. Macrogameten und Microgameten, welch' erstere die weiblichen, letztere die männlichen Keimzellen sind. Dann folgt das Eindringen eines männlichen durch zwei Geisseln lebhaft beweglichen Gameten in den weiblichen (8), Amphimixis vollzieht sich, und nun umgibt sich das Verschmelzungs-Produkt der beiden Geschlechtszellen (9) mit einer dünneren Cyste, innerhalb deren es sich durch zweimalige Theilung zu vier Zellen vermehrt (10). Diese sind die »Dauersporen«, können im entleerten Koth des Tausendfüsslers eintrocknen (11), und wenn sie von einem anderen Thier der Art gefressen werden, auch dieses infiziren, indem die in ihrem Innern durch abermalige Zelltheilung entstandenen

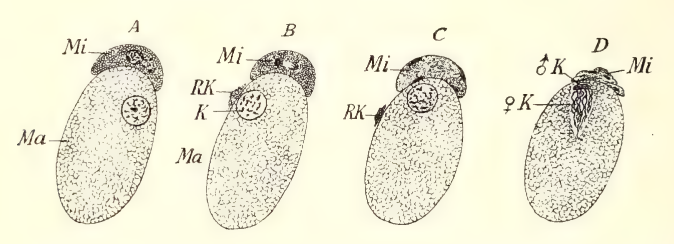


Fig. 122. Copulation eines Coccidiums, der Adelea ovata nach SCHAUDINN und SIEDLECKI. *A* Der Mikrogamet (Spermazelle) (*Mi*) hat sich dem Makrogameten (*Ma*) dicht aufgelagert. *B* Reduktionstheilung des Kerns im Makrogameten bereits vollzogen, *Rk* Richtungskörper — im Mikrogameten ist die erste Theilung des Kerns eingeleitet. *C* Vier Kerne im Mikrogameten, von welchen drei zu Grunde gehen, bei *D*: *Mi*, während der vierte als ♂*K* männlicher Kern sich dem Kern der Eizelle angelagert hat, in welch' Letzterem deutliche Chromosomen.

Sporozoiten (11) auskriechen, und nun in der Form (1) den Kreislauf des Lebens von Neuem beginnen.

Wir haben also hier einen Wechsel vieler Generationen, die alle einzellig sind, und von denen die eine Reihe (von 1—5) eine Vermehrung durch Theilung zeigt, die andere aber (6—11) ausser der Vermehrung durch Theilung und als Bedingung für dieselbe den Vorgang der Amphimixis einschliesst. Amphimixis muss eintreten, wenn die Bildung von Dauersporen und von neuen Sporozoiten erfolgen soll. Wir haben also einen regelmässigen Wechsel von »ungeschlechtlicher« und »geschlechtlicher« Fortpflanzung, und die Letztere hat die grösste Ähnlichkeit mit derjenigen vielzelliger Wesen. Der Macrogamet entspricht dem Ei, die Microgameten den Spermatozoen, denen sie sogar in ihrer grösseren Anzahl und ihrem Bau hier entsprechen.

Aber die Ähnlichkeit geht noch weiter. Die Eizelle ist auch viel

grösser als die Samenzelle und macht eine Art von Reduktion ihrer Kernsubstanz durch; kurz vor der Befruchtung tritt der Eikern (das »Keimbläschen«) an die Oberfläche — ganz ähnlich wie bei thierischen Eiern — platzt und entleert einen Theil seiner Substanz nach aussen in Form eines Klumpens (Fig. 6 u. 7). Bei der männlichen Zelle ist die Reduktion der Kernsubstanz nicht überall nachgewiesen, aber bei einer der Lithobius-Coccidien, Adelea ovata, legt sich der relativ grosse Microgamet (die Samenzelle Fig. 122, *Mi*) dem einen Pol des Macrogameten (der Eizelle) dicht an und theilt sich dann zwei Mal hintereinander, so dass vier kleine Zellen entstehen (Fig. 122, *A—C*). Von diesen d r i n g t n u r e i n e i n d i e E i z e l l e e i n (*D*, ♂*k*) und verschmilzt mit ihr, die drei anderen gehen zu Grunde (*D Mi*). Welch' überraschende Ähnlichkeit mit der zweifachen Theilung der Samen-Mutterzellen bei den vielzelligen Thieren, durch welche die Zahl der Chromosomen halbirt wird! Bei der Copulation selbst erkennt man dann deutlich die fadenförmigen Chromosomen des weiblichen Kerns, während die des männlichen zusammengeknäult bleiben (Fig. 118, *D*).

Dass überhaupt schon bei niederen Einzelligen die Kernsubstanz in Chromosomen (Ide) gesondert sein kann, hat wohl zuerst R. HERTWIG bei Actinosphaerium, einem Heliozoon oder Sonnenthierchen des Süsswassers nachgewiesen, dann LAUTERBORN bei den pflanzlichen Diatomeen, BLOCHMANN bei einem einheimischen Wurzelfüsser, Euglypha und ISHIKAWA bei Noctiluca. In dem letzten Jahrzehnt sind weitere Fälle hinzugekommen, so dass wir heute sagen dürfen, dass ein bedeutender Theil der Einzelligen von den Wimperinfusorien und niederen Algen an bis herab zu den Coccidien und Diatomeen die Zusammensetzung des Keimplasmas aus Iden schon aufweist. Diese Gebilde verhalten sich auch ebenso wie bei höheren Organismen, wie denn BORGERT in vorigem Jahr (1900) ihre Vermehrung durch spontane Spaltung bei einem Radiolar nachweisen konnte.

Von unserem Standpunkt aus kann das nicht überraschen, insofern alle diese Organismen zwar nur Einzelzellen sind, aber dennoch bereits eine hohe Komplizirtheit des Baues besitzen; man denke nur an die bis ins Feinste differenzirte Struktur so zahlreicher Wimperinfusorien, etwa des eben erwähnten Stentor, oder des Glockenthierchens mit ihrem langen und eigenthümlich bewimperten Schlund, ihrer einziehbaren Wimperscheibe, ihrer Muskelfaserschicht, ihrem spiralig zusammenziehbaren Stiel mit dem bandförmigen, blitzschnell wirkenden Muskelband; oder an die so regelmässig, geometrisch gebauten Kiesel-

skelette der Radiolarien mit ihren radiär zusammengefügten schwert- oder stabartigen Nadeln und komplizirt ineinandergeschachtelten Gitterschalen! Im letzteren Falle wird die Komplizirtheit der lebenden Substanz erst durch ihr Produkt, die Schale, sichtbar, denn das Protoplasma selbst lässt Nichts davon erkennen, und ähnlich ist es bei dem eben in seinem Lebensgang verfolgten Coccidium, das in jedem seiner Stadien sehr einfach organisirt erscheint, das aber durch die Aufeinanderfolge zahlreicher, differenter Gestaltungen beweist, dass seine Keimsubstanz aus zahlreichen Determinanten zusammengesetzt sein muss.

Wir dürfen aber nicht zweifeln, dass bei allen Einzelligen die Komplikation des Protoplasmas in Bezug auf seinen feinsten, unsichtbaren Bau kaum minder verwickelt sein wird, sonst könnten so feine Lebensvorgänge, wie wir sie an ihnen beobachten, überhaupt nicht ihren Ablauf nehmen. Hier stimme ich im Prinzip wenigstens mit den schönen Ausführungen überein, zu welchen LUDWIG ZEHNDER in seinem früher schon erwähnten Buch[1] kürzlich auf ganz anderem Wege gelangt ist, nämlich auf dem rein synthetischen. Er wagte den kühnen Versuch, die Organismenwelt von unten her aufzubauen, ausgehend von den Atomen und Molekeln, und von da aufsteigend zu niedersten Lebenseinheiten, unseren Biophoren, denen er eine röhrenförmige Gestalt gibt, und die er deshalb Fistellen nennt. Er lässt die Zelle aus einer grossen Menge, aus Millionen verschiedenartiger Fistellen zusammengesetzt sein, von denen die eine Art dem Quellungsvermögen, die andere der Endosmose, die dritte der Kontraktion, die vierte der Reizleitung vorstehen u. s. w., so dass eine hohe Komplikation der Zelle, ihr Aufbau aus zahlreichen Arten von Biophoren, die zu einer bestimmten Architektur zusammengeordnet sind, resultirt. Dies entspricht vollkommen den Vorstellungen, wie ich sie schon lange vertrete, und wie sie allein die Existenz eines Kernes verständlich erscheinen lassen, wenn derselbe — wie ich annehme — in seinem wesentlichsten Theil eine Niederlage von Determinanten, d. h. von Vererbungssubstanz ist. Dass aber eine so hohe Komplizirtheit des Baues kein blosses Phantasiegebilde ist, sehen wir gelegentlich auch an den einfachsten Einzelligen. Wenn z. B. bei den Macrogameten des Coccidium proprium vom Triton vor der Befruchtung durch den Microgameten (Fig. 123, *Mi*, d. h. die Spermazelle) der Macrogamet (*Ma*, die Eizelle) sich mit einer festen Kapsel umgibt, an welcher am einen

[1] ZEHNDER »Die Entstehung des Lebens«, Freiburg i. Br. 1899.

Pol eine kleine Öffnung (Micropyle) bleibt für den Eintritt der männlichen Zelle, so beweist das, wie mir scheint, dass mindestens doch diese eine Stelle der Kapsel erblich determinirt ist, so gut und so bestimmt, als der Strahl des Kieselskelettes eines Radiolars. Wenn aber ein beliebiger Punkt der Kapsel einzeln und für sich abändern konnte, wie zahlreiche andere Punkte des Thieres werden nicht ebenfalls einzeln erblich bestimmbar sein? Bei solcher Komplizirtheit des unsichtbaren Baues wird es uns weniger überraschen, wenn wir bei allen Einzelligen die Einrichtung der Amphimixis antreffen, und bei vielen von

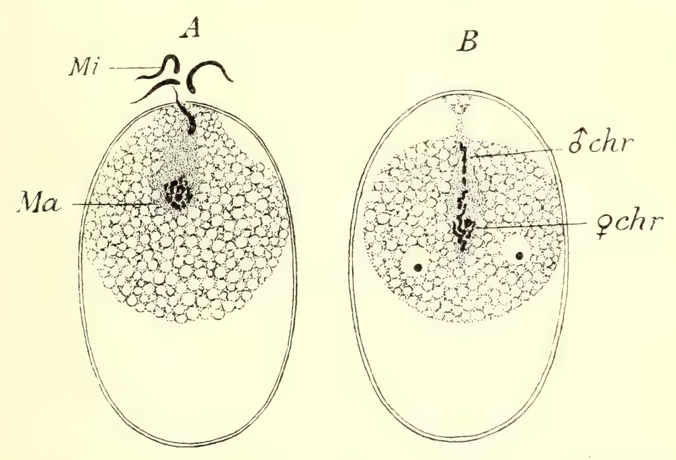


Fig. 123. Copulation von Coccidium proprium, einem Zell-Parasiten des Wassermolchs (Triton) nach SIEDLECKY. *A* Ein Mikrogamet *Mi* schlüpft gerade durch eine besondere Mikropyle der Schale des Makrogameten *Ma* in die Eizelle. *B* Männliche und weibliche Kernbestandtheile vereinigen sich ♂*chr*, ♀*chr*.

ihnen bereits auf einer hohen Stufe der Vollendung. Diese scheinbar so niederen und einfachen Organismen sind eben offenbar noch lange nicht die niedersten und einfachsten, wie wir später noch auf einem anderen Weg finden werden. Dass aber auch bei ihnen schon Amphimixis als ein periodisch wiederkehrender Vorgang sich findet, wird darauf beruhen, dass auch hier schon die Erhaltung des bestangepassten Baues, so wie die Anpassung an neue Bedingungen, die Zusammenlegung der besten Varianten vieler verschiedenen Theile der Zelle erfordert, und da die Vererbungssubstanz in den Iden des Kerns liegt, so wird die Vereinigung der Ide zweier Einzelligen die harmonische vielseitige Anpassung wesentlich erleichtern; sie wird ein Vortheil sein im Kampf ums Dasein, und wir können

somit erwarten, bei allen Einzelligen die Kernsubstanz schon aus Iden zusammengesetzt zu finden.

Damit scheinen freilich die bisherigen Beobachtungen insofern nicht zu stimmen, als bei niederen Flagellaten und Algenzellen die Kernsubstanz zwar wohl aus Chromatin besteht, aber — soweit erkennbar — aus einer ungeordneten kompakten Masse desselben. Wenn aber auch bei vielen derselben die tiefer eindringende Forschung doch noch Chromosomen nachweisen sollte, einmal muss der Kern doch entstanden sein, und wir werden annehmen müssen, dass dies durch engeren Zusammenschluss von vorher noch loseren Haufen von Determinanten geschah, die sich dann allmälig ordneten, untereinander verbanden durch die von uns angenommenen bindenden Kräfte (Affinitäten), welche zwischen ihnen walten, und so das erste in sich geschlossene Chromosom oder Id bildeten. Dann kam die Vervielfachung dieses ersten Ids durch den Theilungsprozess, und dann erst haben wir den Zustand, von welchem die heutige Amphimixis ausgehen konnte: d. h. eine grössere Zahl identischer Ide, von welchen die Hälfte gegen identische Ide eines anderen Individuums ausgetauscht werden konnte bei der Konjugation.

Wenn wir nun fragen: bei welchen Organismen entstand Amphimixis und aus welchen Motiven, so scheint nach dem, was wir von den Coccidien vorhin kennen gelernt haben, wenig Aussicht zu sein, darauf eine bestimmte Antwort zu gewinnen, denn wenn bei so niederen Wesen Amphimixis schon stattfindet, und zwar in ähnlicher Weise wie bei den höchsten Einzelligen, jedenfalls nicht viel einfacher, als bei den höchsten Vielzelligen, so liegt der Schluss nahe, es möchten die Vorstufen derselben heute nur spärlich oder gar nicht mehr zu beobachten sein, entweder, weil sie ausgestorben, oder weil sie nur bei transmikroskopischen Organismen sich abspielen.

Dennoch scheint es noch solche Vorstufen zu geben, und zwar genau solche, wie wir sie hätten vermuthen müssen, wenn wir sie theoretisch hätten konstruiren sollen.

Die erste derartige Erscheinung ist das blosse Aneinanderlegen zweier oder auch mehrerer einzelliger Wesen, ohne dass Verschmelzung derselben eintritt, wie dies zuerst wohl von GRUBER bei Amöben beobachtet, aber erst später von RHUMBLER in theoretischem Sinne verwerthet worden ist. Bis zu fünfzig Amöben lagerten sich zu einem solchen »Nest« zusammen und verharrten so, dicht aneinander gedrängt vierzehn Tage lang. Obgleich hier keine

Verschmelzung eintrat, auch keinerlei sichtbare Folgen der Zusammenlagerung hervortraten, so lässt sich doch daraus schliessen, dass die Thiere eine anziehende Wirkung aufeinander ausübten, und es darf vermuthet werden, dass irgend ein Nutzen mit diesem stillen Aneinandergedrängtsein verbunden sein möchte. Der Cytotropismus, die gegenseitige Anziehung gleicher Zellen, wie ihn WILHELM ROUX zuerst bei den Furchungszellen des Froscheies beobachtete, scheint auch bei Einzelligen vorzukommen, und mag uns begreiflich machen, wie es dann zu einer Verschmelzung von Zellkörpern kommen konnte.

Eine solche ist schon vor nahezu vierzig Jahren von DE BARY bei den Myxomyceten nachgewiesen, neuerdings aber bei verschiedenen Einzelligen, besonders bei Wurzelfüssern und bei Heliozoen beobachtet worden. Letztere legen sich oft zu Zweien, Dreien oder selbst Mehreren dicht aneinander und verschmelzen dann mit ihrem weichen Zellkörper, ohne aber dass die Kerne miteinander verschmelzen. Mit HARTOG bezeichnen wir einen solchen Vorgang als Plastogamie, können aber diesem Forscher nicht beistimmen, wenn er die Bedeutung des Vorgangs darin sieht, dass die Kerne dadurch mit neuer Zellsubstanz in Berührung kommen, nachdem sie vorher allzu lange immer von demselben Cytoplasma umgeben gewesen waren. Handelte es sich bei der Amphimixis darum, dann müsste dieser Vorgang in einem Austausch von Kernen sich äussern, den wir aber nirgends, auch nicht bei den niedersten Formen von Einzelligen finden, vielmehr überall eine Verbindung der Kernsubstanzen zweier Individuen. — Doch dies nur beiläufig! Weitere Fälle von Plastogamie sind beobachtet worden bei manchen der kalkschaligen Wurzelfüsser. Meist zieht eine solche Verschmelzung keine weiteren sichtbaren Folgen nach sich, bei einigen Foraminiferen aber bilden sich im Innern der verschmolzenen Zellkörper durch Theilung der Kerne und des Zellleibs eine Gruppe junger Thiere; also der Verschmelzung folgt Vermehrung, ganz wie bei vollständiger Amphimixis, und wir werden einen kausalen Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen annehmen dürfen. Auch bei den Schleimpilzen folgt der Verschmelzung der einzelnen amöbenartigen Zellen zu einem vielkernigen Plasmodium später die Bildung zahlreicher eingekapselter Sporen, freilich erst, nachdem dieses anfänglich mikroskopisch kleine Plasmodium zu makroskopisch sichtbaren, manchmal (Aethalium) bis fussgrossen netzförmigen Schleimüberzügen herangewachsen ist. In diesem Falle wird von dem langsam auf

seiner Unterlage, faulenden Stoffen, hinkriechenden Pilz Nahrung aufgenommen, und es lässt sich nicht sagen, ob die Verschmelzung der Amöben noch einen weiteren Vortheil bietet, als den, das Kriechen über grosse unebene Flächen, und dadurch die spätere Bildung grosser Fruchtkörper zu ermöglichen. In dem Falle der Foraminiferen aber hat die Plastogamie offenbar eine andere Wirkung, eine unbekannte, geheimnissvolle Wirkung, die man sich bis jetzt vergeblich bemüht hat, genauer zu präzisiren. Worte wie »Wachsthumsreiz«, »Anregung des Stoffwechsels«, oder gar »Verjüngung« geben keinen Einblick in das, was hier geschieht, aber dass etwas geschieht, dass durch die Verschmelzung zweier oder mehrerer Einzelligen ein Reiz ausgeübt wird, der sich später durch beschleunigtes Wachsen kundgibt, darf und muss deshalb angenommen werden, weil dieser Vorgang bei so zahlreichen Einzelligen eine dauernde Einrichtung geworden ist; nur das Nützliche aber hat Bestand, es muss also ein Nutzen für die verschmelzenden Individuen dabei herauskommen, und es fragt sich nur, ob wir denselben klar herausfinden können.

Man hat vor einigen Jahrzehnten noch geglaubt, es fände hier ein Verzehren des einen Individuums durch das andere statt, davon kann indessen heute nicht mehr die Rede sein. Dächte noch Jemand im Ernst an eine solche Deutung, so würde ihn die Beobachtung Schaudinn's von seinem Irrthum überzeugen, der bei Trichosphaerium einem marinen, vielkernigen Wurzelfüsser Beides beobachtete: Verschmelzung zweier oder mehrerer Thiere, also Plastogamie, und Verschlingen und Verdauen eines kleineren Artgenossen durch einen grösseren, zwei Vorgänge, die durchaus verschieden sind, bei deren Ersterem die Zellkörper beider Thiere vollkommen intakt bleiben, während ein gefressenes Thier von einer Nahrungsvacuole umschlossen, und dort aufgelöst und verdaut wird. Im ersteren Fall bleiben offenbar die Lebenstheilchen (Biophoren) beider Thiere völlig intakt und arbeitsfähig, im zweiten werden die des überwältigten Thieres zugleich gelöst und chemisch zersetzt; als Biophoren hören sie also auf zu existiren. Ob das Eine oder das Andere eintritt, möchte wohl davon abhängen, ob die Grösse der beiden Thiere sehr verschieden ist, so dass das kleinere vom grösseren ganz umschlossen werden kann.

Gegen die Deutung der Amphimixis als eines Verjüngungsvorgangs im Sinne einer nothwendigen Lebenserneuerung habe ich mich in einem früheren Vortrag schon ausgesprochen und will darauf nicht wieder ausführlich zurückkommen; dass der Stoff-

wechsel fortdauern kann durch ungezählte Generationen hindurch ohne künstlich, d. h. auf andere Weise als durch Nahrungszufuhr geschürt zu werden, das beweisen alle diejenigen niederen Organismen, welche keine Plastogamie, noch volle Amphimixis aufzeigen, das beweisen die Fälle von rein parthenogenetischer Fortpflanzung u. s. w. Wo kann also der Nutzen liegen, den die konjugirenden Einzelligen aus ihrer Verschmelzung ziehen? Offenbar nicht darin, dass sie sich das gegenseitig mittheilen, was Jedes vorher auch schon besass, sondern nur in der Mittheilung eines Besonderen, Individuellen, was Jedem eigenthümlich war und nun Beiden gemeinsam wird.

HABERLANDT glaubt in der Auxosporen-Bildung der Diatomeen einen Fingerzeig auf die Vorgänge zu erblicken, welche die tiefste Wurzel der Amphimixis bilden. Bekanntlich bedingt die harte und unnachgiebige Kieselschale dieser niederen Algen bei jeder Theilung eine Verkleinerung des Bion, so dass die Diatomeen im Laufe ihrer Vermehrung immer kleiner werden und, wenn das unbegrenzt so fortginge, dem Untergang zueilen würden. Die Korrektion tritt hier bei der periodisch erfolgenden Konjugation zweier schon erheblich an Grösse herabgesunkenen Wesen ein, worauf dann ein Wachsen der beiden miteinander verschmolzenen Individuen bis zu der ursprünglichen Artgrösse folgt.

Hier liegt es nun allerdings auf der Hand, dass die Verschmelzung zweier allzu kleiner Wesen der angestrebten Normalgrösse förderlich sein muss, aber das ist doch nur ein vereinzelter Spezialfall, der gewiss nicht gestattet, die Konjugation als ein Mittel zu betrachten, durch welches die herabgesunkene Körpergrösse wieder auf das normale Mass gebracht wird. Die bei weitem zahlreichsten Einzelligen verkleinern sich nicht dauernd durch den Theilungsprozess, ja selbst bei den Diatomeen genügen die Massen der beiden miteinander verschmelzenden Individuen nicht, um die Normalgrösse der Art wiederherzustellen, es muss vielmehr auch hier ein nachträgliches Wachsen stattfinden, damit dieselbe erreicht werde. Man darf deshalb wohl zweifeln, ob der Massezuwachs hier überhaupt das ausschlaggebende Moment der Konjugation ist, und nicht vielmehr andere, für uns noch nicht klar erkennbare Wirkungen derselben. Es müssen auch hier Verschiedenheiten zwischen den zwei konjugirenden Individuen obwalten, wie wir soeben schon fanden, denn, falls sie sich nur Gleiches mittheilten, so könnte daraus nur eine Vermehrung ihrer Masse, nicht aber ihrer Qualitäten hervorgehen.

Obwohl wir nun derartige Verschiedenheiten nicht nachweisen können bei den niederen Organismen, um welche es sich jetzt handelt, so dürfen wir sie doch nach Analogie der höheren Organismen als vorhanden annehmen. Wir wissen, besonders durch G. JÄGER, dass beim Menschen jedes Individuum seine spezifische Ausdünstung, seinen besonderen Duft hat, dass also in den Sekreten seiner Drüsen unfassbar geringe Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung obwalten, die darauf schliessen lassen, dass auch die lebendige Substanz der secernirenden Zellen selbst solche Unterschiede aufweisen wird, ja dass wohl alle Zellenarten eines Individuums nicht den entsprechenden eines zweiten Individuums absolut genau gleichen, sondern sich von ihnen durch gewisse minutiöse, aber konstante chemische Abweichungen unterscheiden. Die Annahme, dass derartige Unterschiede auch bei Einzelligen, überhaupt bei allen niederen Organismen vorhanden sind, schwebt also nicht in der Luft, sie ist sogar wahrscheinlich.

In wie fern aber die Vereinigung dieser individuellen Verschiedenheiten chemischer und zugleich lebendiger Natur im Stande ist den Stoffwechsel zu beleben, zu kräftigen, eine »physiologische Regeneration« herbeizuführen, oder wie man sonst sich ausdrücken will, verstehen wir noch nicht. Man hat gesagt, es fände bei der Plastogamie ein Austausch von »Stoffen« statt; Jedes gäbe dem Anderen die Stoffe, die es selbst besitzt und die dem Anderen mangeln, und das bewirke erhöhte Lebensenergie. Schwerlich wird es sich hier aber blos um chemische Stoffe handeln, obwohl diese natürlich als materielle Grundlage bei allen Lebensvorgängen unentbehrlich sind, mir scheinen vielmehr die Lebenstheilchen (Biophoren) selbst in ihrer spezifischen Eigenart dabei die Hauptrolle spielen zu müssen. Aber auch damit ist noch immer recht Wenig gesagt, ein Verständniss dieser Vorgänge besitzen wir eben nicht, und wenn wir nicht durch die Thatsache der Plastogamie auf den Schluss hingestossen würden, dass diese Verschmelzung ihren Nutzen haben müsse, so würde wahrlich Niemand von uns sie als nützlich oder gar nothwendig postulirt haben. Man hat freilich öfters gemeint, die Vermehrung durch Theilung, wenn sie lange fortgehe, müsse »Erschöpfung« mit sich bringen, und diese werde dann durch Amphimixis beseitigt, aber Wer wüsste zu sagen, warum denn diese »Erschöpfung« nicht, und nicht viel besser durch Zufuhr neuen Brennmaterials, d. h. von Nahrung zu stärkerer Anfachung der Lebensprozesse geheilt werden könnte, als dadurch, dass zwei bereits »erschöpfte« Zellen sich mit-

einander zu gemeinsamer Arbeit verbinden! Zwei erschöpfte Pferde bringen zusammen zwar vielleicht die Last noch vorwärts, die eines von ihnen nicht mehr bewältigen konnte, aber in diesem Fall müssten sie die vereinigten Lasten Beider vorwärts bringen, welche jedes von ihnen nicht mehr zu ziehen im Stande war! Das ist mehr, als sich begreifen lässt.

Vor Kurzem hat ZEHNDER die Wirkung der Amphimixis überhaupt als eine »Verstärkung des Anpassungsvermögens« definirt und daraus abgeleitet, dass hier die »verdauenden Fistellen« (Biophoren) zweier Individuen zusammentreffen, welche eine etwas verschiedene Verdauungskraft haben, — folglich Stoffe von verschiedenerer Art assimiliren können, als es die jedes einzelnen Thieres zu thun im Stande wären. Ich gestehe aber, auch hier nicht recht einzusehen, inwiefern dadurch allein schon ein Vortheil für das Ganze erreicht würde, da dann doch die eine Hälfte der Verdauungs-Biophoren für die Ernährung der Masse des Individuums *A*, die andere Hälfte der andersgearteten Biophoren für die des Individuums *B* zu sorgen hätte, die Ernährungskraft also dieselbe bliebe, wie sie es vor der Konjugation war. Nichtsdestoweniger glaube ich ZEHNDER im Recht mit seiner Vermuthung, dass es sich dabei um eine Verstärkung des Anpassungs-Vermögens handelt, wie ich dies ja schon lange für die eigentliche volle Amphimixis der kernhaltigen Organismen aufgestellt und vertheidigt habe. Für diese lässt es sich ja auch klar einsehen, dass die Zutheilung fremder Ide zum Keimplasma eine Vervielfachung der Variationsrichtungen bedeutet, somit eine Erhöhung der Anpassungsfähigkeit. Darin nun kann ja unter Umständen auch ein direkter Vortheil für das aus der Amphimixis hervorgehende Individuum liegen, aber in den meisten Fällen wird der Vortheil doch nur ein indirekter sein, der nicht nothwendig schon an diesem einen Individuum offenbar wird, sondern erst im Laufe der Generationen, und unter Beihülfe der Auslese. Denn Amphimixis kann ebensogut günstige als ungünstige Variationsrichtungen zusammenführen, und der Vortheil, den sie für die Art hat, liegt nur darin, dass Letztere dann im Kampf ums Dasein ausgemerzt, und dass durch Wiederholung dieses Vorgangs die ungünstigen Variationsrichtungen nach und nach immer vollständiger aus dem Keimplasma der Art entfernt werden.

Das kann aber nicht die Amphimixis in die Lebensvorgänge eingeführt haben, vielmehr nur ein Vortheil, der direkt wirkte, indem er das Assimiliren, Wachsen und Sichvermehren des einzelnen

Individuums verbesserte und erhöhte, so dass ihm dadurch ein Vortheil gegenüber anderen, nicht in Konjugation getretenen Individuen erwuchs. Dieser Vortheil muss dasein, wenigstens bei den niederen Formen der Konjugation, bei der reinen Plastogamie, der blossen Vermischung der Protoplasma-Körper. Es scheint mir aber nicht, dass wir ihn schon hinreichend klar erkannt haben, wir sehen noch nicht ein, wieso eine solche Vermischung oder Verbindung von zweierlei Plasmen jedesmal ein Vortheil für das Vereinigungs-Bion sein kann. Nehmen wir mit ZEHNDER an, dass zweierlei »Nahrungs«-Biophoren mit zweierlei um ein Geringes verschiedenen Verdauungs-Fähigkeiten dadurch zusammengeführt werden, so können drei Fälle eintreten: entweder ist die dem Thier A adäquate Nahrung a ebenso häufig, als die dem Thier B adäquate Nahrung b, und dann wird die eine Hälfte des konjugirten Thieres durch die Biophoren a, die andere durch die Biophoren b ernährt, die Sache bleibt also wie vor der Konjugation, oder die Nahrung b ist häufiger als a (oder umgekehrt), und dann werden die Biophoren b vorwiegend für die Ernährung des Konjugaten $A + B$ sorgen müssen, sie werden sich stärker vermehren, und die Biophoren a werden relativ abnehmen an Zahl. Die Ernährung und das Wachsthum werden dann anfänglich etwas langsamer vor sich gehen, bald aber die ursprüngliche Intensität wieder erreichen. Das kombinirte Individuum $A + B$ hat dann allerdings einen Vortheil errungen gegenüber dem isolirten Thier A, und die lebendige Substanz von A, die isolirt vielleicht untergegangen wäre, lebt in ihrer Vereinigung mit B nun weiter. Für B aber ist in der Vereinigung kein Vortheil zu ersehen. Nur dann resultirt ein solcher auch für B, wenn es sich eben auch hier schon nicht blos um die eine Art von Biophoren handelt, welche zusammengetragen werden, sondern um mehrere oder viele Arten von solchen. Wenn z. B. A zwar schwächere »Nahrungs«-Biophoren, aber stärkere »Sekretions«- oder Nerven-Biophoren als B in die Gemeinschaft einführt, dann liegt in der Gemeinschaft für beide Individuen ein Vortheil, und in dieser Weise möchte ich mir einstweilen den direkten Vortheil vorstellen, der bei der reinen Plastogamie herauskommt. Dieser muss um so wichtiger und eingreifender werden, je länger die Vermehrung durch Theilung anhält, ohne dass Konjugation eingreift.

Wir gelangen so zu einer vielleicht nicht ganz unbefriedigenden Auffassung der Amphimixis, insofern wir wenigstens einen fundamentalen Wechsel in ihrer Bedeutung von den niedersten zu den höheren und höchsten Formen derselben nicht anzunehmen brauchen.

Es handelt sich überall um denselben Vortheil, die Erhöhung der Anpassungsfähigkeit; nur äussert sich derselbe theils direkt schon in dem Konjugations-Produkt, theils erst indirekt in früheren oder späteren Nachkommen desselben.

Wie weit abwärts von den Schleimpilzen (Myxomyceten) reine Plastogamie reicht, wissen wir nicht; ob sie nicht auch bei kernlosen Organismen (Moneren HÄCKEL's) vorkommt, lässt sich aus der Erfahrung nicht sagen, da diese erschlossenen Organismen noch nicht mit Sicherheit beobachtet sind. Vielleicht liegen sie alle unter der Grenze der Sichtbarkeit, und dann könnten wir auch für die Zukunft nur vermuthen, dass auch bei ihnen plastogamische Vorgänge vorkommen werden. Logisch und rein theoretisch werden wir vermuthen dürfen, dass zuerst die Plasmakörper kernloser Moneren, dann die Zellkörper wirklicher Zellen, und zuletzt auch die Kerne der Zellen sich vereinigt haben.

Halten wir nun fest, was wir als wahrscheinlich gefunden haben, dass nämlich die Verschmelzung individuell differenter einfachster Organismen einen direkten Vortheil, eine Anregung des Stoffwechsels und zugleich eine Verbesserung der Konstitution nach verschiedenen Richtungen bewirken müsse oder doch könne, und schreiten wir nun zur Betrachtung der mit Kernverschmelzung verbundenen Zellverschmelzung, also der vollen Amphimixis, so kommt hier jedenfalls etwas Zweites hinzu, das wir als einen bedeutsamen Vortheil erkennen können, nämlich die Verbindung zweier Vererbungssubstanzen, also die Vereinigung zweier Variations-Komplexe, wie sie nach unserer Ansicht erfordert wird, wenn Transformation der Art stattfinden soll. Bei der blossen Plastogamie könnte eine solche Vereinigung zweier Erbmassen nur bei Moneren eintreten, nicht aber bei kernhaltigen Organismen. Wenn es also wirklich Einzellige gibt, die nur Plastogamie ohne Karyogamie besitzen (gewisse Foraminiferen), so liegt darin ein weiterer Beweis, dass diese Verschmelzungsvorgänge in der That einen direkten Vortheil mit sich bringen, der verschieden ist von dem indirekten Vortheil, der in der Vermischung zweier verschiedener Erbmassen liegt, denn hier erfolgt ja eben keine Vermischung der Erbmassen, keine Karyogamie.

Sobald aber diese Letztere sich mit der blossen Plastogamie verbunden hatte, konnte nun die volle Amphimixis nicht wieder verloren gehen, weil erst sie die harmonische Umbildung und Anpassung der sich mehr und mehr komplizirenden Organismen ermöglichte, ja sie musste immer mehr an Bedeutung die primäre Wirkung der

Vermischung übertreffen, weil eben Transmutation mit allseitiger harmonischer Anpassung ohne sie um so weniger möglich war, als die Organismen verwickelter in ihrem Bau wurden. Ich habe eben schon auf die vielerlei Einzelheiten im Bau und in der Entwicklung niederster Organismen hingewiesen, die uns diesen Schluss einleuchtend erscheinen lassen, man kann aber die Nothwendigkeit einer ununterbrochen thätigen Selektion auch noch von einem ganz anderen Thatsachen-Material ablesen, nämlich von dem, was wir über die rudimentären Organe beim Menschen wissen.

Wir können den Menschen als eine Art betrachten, die zwar ihre Lokalrassen und Unterrassen hat, die aber doch in ihren Charakteren fixirt ist, und nur noch in individuellen Variationen hin- und herschwankt in jeder Unterrasse, etwa so wie irgend ein anderes der heutigen Säugethiere, etwa der Hamster oder der Hase. Nichtsdestoweniger wissen wir, dass der Mensch in gewissen, ziemlich zahlreichen Theilen sich noch fortwährend und andauernd nach bestimmter Richtung hin verändert. WIEDERSHEIM in seinem Buch »Über den Bau des Menschen« zählt eine lange Reihe von Organen und Theilen des menschlichen Körpers auf, welche in allmäliger Rückbildung begriffen sind, und von welchen sich voraussagen lässt, dass sie dereinst gänzlich aus dem Bau des Menschen verschwinden werden, da sie für die Leistungen desselben bedeutungslos geworden sind. Dahin gehören die beiden letzten Rippen, die elfte und zwölfte, während die dreizehnte schon ganz geschwunden ist, und nur ausnahmsweise, d. h. nur bei einem kleinen Bruchtheil der heutigen erwachsenen Menschheit sich noch vorfindet. Dahin gehört auch die siebente Halsrippe, das Os centrale der Handwurzel, die Weisheitszähne, der wurmförmige Fortsatz des Darms. Letzterer ist bei vielen Säugern weit grösser und stellt einen wichtigen Theil des Verdauungsapparates dar, ist aber beim Menschen zu einem unbedeutenden Anhang herabgesunken, der ihm höchstens noch Gefahr bringt, wenn sich Fremdkörper in ihn einkeilen (Kirschkerne u. s. w.) und ihn in Entzündung versetzen. Die Schwankungen in seiner Länge lassen schon erschliessen, dass er noch in Rückbildung begriffen ist; seine mittlere Länge beträgt $8^1/_2$ cm, er schwankt aber von 2—23 cm Länge, und in 25 % der Fälle beobachtete man einen theilweisen oder gänzlichen Verschluss seiner Einmündungsstelle in den Darm.

Solcher in regressiver Umwandlung begriffener Theile zählt WIEDERSHEIM gegen Hundert auf; gegen hundert Theile also der Species Mensch befinden sich noch heute in langsamer

Veränderung, und dies könnte nicht sein, wenn nicht Amphimixis von Generation zu Generation die Erbmasse neu mischte, und so die Minus-Variationen der betreffenden Theile, von den Keimplasmen aus, in denen sie durch zufällige Variation einmal entstanden, und durch Germinalselektion in ihrer Richtung befestigt worden sind, nach und nach auf alle Keimplasmen der Art übertragen würden. Hier sehen wir also deutlich, dass auch in der Periode des Artlebens, die wir als diejenige der Constanz bezeichnen können, doch fortwährend Veränderungen phyletischer Art vor sich gehen, die ohne Mitwirkung der Amphimixis nicht allgemein werden könnten.

Nun haben wir ja zwar früher gesehen, dass Personalselektion bei solchen Rückbildungen nicht oder nicht stark mitspielt, weil die Variationen, die hier in Betracht kommen, meistens Selektionswerth nicht erreichen, allein ganz ebensolche unendlich langsam durchgreifende Änderungen werden an funktionirenden, wichtigen Organen ebenfalls vorkommen, und bei den Aufwärtsbewegungen derselben wird Personalselektion und Zusammenpassung sehr wohl mitspielen, so dass also hier mindestens die Beibehaltung der Amphigonie durch Naturzüchtung bewirkt werden muss. Allerdings lassen sich hier einzelne Fälle nicht mit der Sicherheit namhaft machen, wie bei den rudimentären Organen — aus begreiflichen Gründen —, aber schon auf Grund allgemeiner Erwägungen dürfen wir erwarten, dass unter den Anfangs-Variationen der Determinanten des Keimplasmas auch solche in aufsteigender Richtung sein werden, und unter diesen wiederum auch solche, die bei ihrem Fortschreiten durch Germinalselektion bis zu einem Punkt aufsteigen, auf welchem sie Selektionswerth erreichen. WIEDERSHEIM rechnet z. B. die allmälig zunehmende histologische Differenzirung der Corticalzone des menschlichen Gehirns zu den Theilen, welche heute noch in aufsteigender Entwicklung begriffen sind, und er wird wohl Recht damit haben.

Wenn nun aber beim Menschen so zahlreiche, ganz unmerklich langsame Veränderungen noch im Gange sind, so haben wir wohl keinen Grund, ähnliche Vorgänge bei Thieren zu bestreiten; bei den höheren Wirbelthieren wenigstens gibt es kaum eine Art, bei der nicht auch regressive Veränderungen heute noch ihren Fortgang nehmen, und bei vielen von ihnen möchten wohl auch progressive Veränderungen vorkommen, wenn wir auch den Nachweis dafür nicht zu führen vermögen.

Es ist also ein falscher Schein, wenn uns die meisten Arten stille

zu stehen scheinen; sie sind trotzdem in einem langsamen Fluss begriffen, beseitigen nach und nach, was sie an Überflüssigem von den Ahnen her noch mit sich führen, vervollkommnen die wichtigen Theile zu noch genauerer Anpassung und zu noch grösserer Leistungsfähigkeit, und suchen dabei alle Theile in steter Zusammenpassung zu erhalten. Wir begreifen, dass, solange dieser Zustand langsamer Vervollkommnung anhält, Amphimixis nicht leicht aufgegeben wird: Diejenigen die sie festhalten, müssen auf die Dauer doch immer die Bevorzugten sein. Aber — wie wir gesehen haben — kann sie auch nicht aufgegeben werden, wenn sie einmal durch Aeonen hindurch bestanden hat, und zwar vermöge des Beharrungsvermögens, welches das Keimplasma in so langer Erbfolge allmälig errungen hat. Nur dann kann dies geschehen, wenn ein entscheidender Vortheil damit verbunden ist, wie ein solcher z. B. in den meisten Fällen von Parthenogenese — bei Thieren wenigstens — sich auch wirklich erkennen lässt.

Nach meiner Ansicht ist diese indirekte Wirkung der Amphimixis, also die Erhöhung der Anpassungsfähigkeit durch Neukombinirung der individuellen Variationsrichtungen bei allen Ein- und Vielzelligen heute die Hauptsache, hinter welcher die nutritive direkte Wirkung der beiden Keimzellen aufeinander ganz zurücktritt. Ich befinde mich damit im Gegensatz zu den Überzeugungen Vieler, wenn nicht der Meisten, welche eine direkte, ja vielfach sogar eine ausschliesslich direkte Wirkung der Amphimixis annehmen und durch Thatsachen belegen zu können meinen.

In diesem Sinne weist man darauf hin, dass schon bei sehr niedrigen Einzelligen, und dann höher hinauf bei den meisten Organismen Allogamie stattfinde, d. h. Vermischung von Individuen verschiedener Abstammung, und vergisst dabei ganz zu fragen, ob denn diese Wechsel-Anziehung des Fremden auch wirklich auf den primären Eigenschaften der Organismen beruhen müsse, und nicht vielleicht eine sekundäre Erwerbung sein könne, eine Anpassung gerade an die Einrichtung der Amphimixis. Fassen wir die Thatsachen ins Auge, so steht schon bei niederen Algen, wie Pandorina und Ulothrix fest, dass nur Schwärmzellen verschiedener Zellkolonien miteinander sich konjugiren, nicht solche von gleicher Abstammung, und dieselbe Erscheinung wiederholt sich bei vielen pflanzlichen und thierischen Einzelligen. Man wird mit Recht daraus schliessen dürfen, dass ein gewisser grösserer Betrag von Verschiedenheit der Gameten der Konjugation den besten Erfolg sichere,

mag man nun diesen Erfolg in einer »Verjüngung« suchen, oder in höherer Anpassungsfähigkeit; aber man irrt, wenn man die stärkere Anziehung zwischen Individuen verschiedener Abstammung für einen unmittelbaren Ausfluss dieser Verschiedenheit selbst nimmt; ich wenigstens halte sie für eine Anpassungserscheinung. Die ganze lange und vielgestaltige phylogenetische Entwicklung der Sexualzellen, eben der sog. Gameten, zeigt klar, dass es sich hier um Anpassungen handelt, und dass die Grade der Anziehung, welche zwischen Gameten obwalten, allmälig im Laufe der Phylogenese gesteigert und verschärft worden sind. Wir haben in einer früheren Vorlesung bereits davon gesprochen, und ich will jetzt nur kurz daran erinnern, dass zuerst die miteinander kopulirenden Zellen ganz gleich in Aussehen und Grösse sind, dass dann die eine Art von Zellen etwas grösser wird als die andere, und dass weiterhin nur noch an Grösse differente Gameten sich gegenseitig anziehen, Mikro- und Makro-Gameten oder männliche und weibliche Keimzellen; wir haben dann diese Unterschiede zwischen beiden sich immer mehr verschärfen, und vergrössern sehen, die weibliche Zelle übertraf immer mehr an Grösse die männliche, häufte immer mehr Nahrungsstoffe in sich an behufs des Aufbaues des jungen Wesens, welches aus ihrer Vereinigung mit der männlichen Zelle hervorgehen soll, während diese Letzteren immer kleiner, aber auch immer zahlreicher wurden, wie es geschehen musste, wenn ihnen auf der Suche nach der weit entfernten Eizelle die Aussicht auf Erreichung derselben nicht ganz schwinden sollte. Und nun noch die unzählige Menge der Anpassungen des Eies an alle die besonderen Umstände, denen dasselbe bei den verschiedenen Lebensgruppen unterworfen ist, die unendlich gestaltenreichen Formen der Samenzellen mit allen ihren feinsten und komplizirtesten Anpassungen an die speziellen Bedingungen, unter welchen gerade bei dieser oder jener Gruppe von Lebensformen die Eizelle erreicht, und das Eindringen in sie ermöglicht werden kann — wahrlich, Wer hier die Anpassung nicht mit Staunen und Bewunderung anerkennt als etwas im Laufe der Entwicklung Gewordenes, dem ist nicht zu helfen. Wenn aber alles Dieses Anpassungen sind, dann ist es auch der Anfang der ganzen Differenzirungs-Vorgänge: die Allogamie, die Anziehung der Kopulationszellen verschiedener Abstammung, nicht aber ist sie ein primärer Ausfluss der individuellen Verschiedenheit; Gameten fremder Abstammung zogen sich nicht schon von selbst stärker an, aber sie wurden meistens mit stärkerer gegenseitiger Anziehungskraft ausgerüstet, weil die Vereinigung

stärker verschiedener Individualitäten das Vortheilhaftere war.

Das ist ein wichtiger Unterschied, denn die Einrichtung zeigt sich in weiter Ausbreitung, und ist in ihren spätesten Ausgestaltungen häufig in demselben Sinne missverstanden worden, wie in ihren Anfängen. Man erblickt in der weit verbreiteten Allogamie einen Beweis für die Verjüngungstheorie, indem man dieses Streben der Natur nach Vereinigung des Differenten auf die hypothetische »verjüngende« Wirkung der Amphimixis bezieht, und als eine direkte und unvermeidliche betrachtet. Das ist aber irrig, wie wir in Folgendem noch immer klarer erkennen werden.

Wie nämlich bei einzelligen Algen häufig nur Gameten verschiedener Abstammung sich verbinden, so zeigen sich bei Thieren und Pflanzen zahlreiche Fälle, in welchen die Vereinigung nächstverwandter Gameten mehr oder weniger streng ausgeschlossen ist, sowohl durch Ausschliessung der Selbstbefruchtung bei Zwittern, als der Inzucht, d. h. der fortgesetzten Vermischung naher Verwandten. Alle die Ursachen nun, welche dies herbeiführen, sind sekundärer Natur, sind Einrichtungen, die aus dem Vortheil resultirten, welcher in der Vereinigung fremder Keimplasmen liegt, auch wenn es zuweilen ganz so aussieht, als ob es sich um einen Ausfluss der primären Natur der Keimzellen handle.

Primäre Folge des chemischen Aufeinanderwirkens der beiden Keimzellen ist — abgesehen von dem Impuls zur Entwicklung, den die Centrosphäre der Samenzelle gibt — soviel ich sehe, nur die günstigere oder die ungünstigere Mischung der Biophoren- oder Determinanten-Varianten und die daraus resultirende höhere oder geringere Anpassungsfähigkeit, aus welcher dann besseres Gedeihen der Nachkommen, oder umgekehrt deren Entartung hervorgehen kann; alles Andere ist sekundär und beruht auf Anpassung, die in sehr verschiedener Weise erfolgt ist, wie gerade für die betreffende Art die günstigste Mischung der Keimplasmen herbeigeführt werden konnte. Gewiss wirken die durch Amphimixis vereinigten Eltern-Ide aufeinander ein, indem beim Aufbau des kindlichen Organismus die homologen Determinanten miteinander um die Nahrung kämpfen, aber nicht in der Weise, wie viele vorwiegend physiologisch und medizinisch gebildete Schriftsteller es meinen, nämlich so, dass mit der Vereinigung der elterlichen Keimplasmen ein »formativer Reiz« gesetzt werde, der den Bildungsprozess im Ei »befördere«, oder gar »mächtig befördere«. Parthenogenetische Entwicklung erfolgt ganz

ebenso rasch, oft sogar rascher, als die des befruchteten Eies derselben Art! Wie könnte denn hier dieser vermeintliche »formative Reiz« so gänzlich entbehrt werden?

Natürlich weiss ich sehr wohl, dass die beiderlei Keimzellen eine starke Anziehung aufeinander ausüben, dass das Protoplasma der Eizelle förmlich in zitternde Bewegung geräth, wenn der Samenfaden durch die Mikropyle eindringt; ich habe das selbst seinerzeit am Ei des Neunauges (Petromyzon) beobachtet, als CALBERLA seine Untersuchungen über die Befruchtung dieses Fisches anstellte, aber hat das irgend Etwas mit einem formativen Reiz zu thun? Ist das mehr, als die Folge davon, dass die Substanz des Eies einen chemotaktischen Reiz auf die des Samenfadens ausübt und umgekehrt, und haben wir irgend einen Grund, darin mehr zu sehen, als eine Anpassung der Geschlechtszellen an die Nothwendigkeit sich gegenseitig zu finden und zu vereinigen? Man vermengt hier zwei verschiedene Dinge miteinander: die gegenseitige Anziehung der beiderlei Geschlechtszellen behufs ihrer Vereinigung und die Folgen dieser Vereinigung; man sollte schärfer unterscheiden zwischen den Wirkungen und Vortheilen, welche Allogamie im Gefolge hat und den Mitteln, durch welche sie den verschiedenen Arten gesichert wird.

Setzte Amphimixis wirklich einen »formativen« Reiz, und richtete sich dessen Grösse nach der Verschiedenheit der elterlicheu Keimplasmen, dann müsste Parthenogenese, d. h. gänzliches Ausbleiben der Mischung zweier Elternzellen jedenfalls noch weniger vortheilhaft wirken, als Amphimixis zwischen nahen Verwandten, und doch ist das nicht der Fall. Fortgesetzte Inzucht führt in vielen Fällen zu Degeneration der Nachkommen, vor Allem zu geminderter Fruchtbarkeit bis zur völligen Unfruchtbarkeit. So sind in meinen, später von G. VON GUAITA fortgesetzten Zuchtversuchen mit weissen Mäusen die Nachkommen bei strenger Inzucht im Laufe von 29 Generationen allmälig immer mehr in ihrer Fruchtbarkeit herabgesunken, und Ähnliches haben RITZEMA BOS und Andere beobachtet. Aber warum geschieht nicht desgleichen bei reiner Parthenogenese? Meine schon erwähnten männerlosen Zuchten von Muschelkrebschen (Cypris reptans) haben im Laufe der bis jetzt beobachteten etwa 80 Generationen[1] Nichts von ihrer enormen Fruchtbarkeit und Lebens-

[1] Die Zuchten sind im Jahre 1884 begonnen worden und pflanzen sich heute, den 6. März 1902, noch ebenso reichlich fort, als im Beginn der Züchtung. Ich rechne durchschnittlich fünf Generationen auf das Jahr, was also in 16 Jahren etwa 80 Generationen ergibt.

kräftigkeit eingebüsst, und ebenso steht es in freier Natur mit der Rosen-Gallwespe, Rhodites rosae, die sich trotz rein parthenogenetischer Fortpflanzung immer noch der grössten Fruchtbarkeit erfreut, und deren weibliche Thiere nicht selten über Hundert Eier in eine Knospe ablegen. Wie kommt es wohl, dass hier das vermeintliche »die ontogenetische Entwicklung in so mächtiger Weise fördernde Aufeinanderwirken zweier verschiedener Vererbungssubstanzen« ganz entbehrt werden kann? Doch wohl nur, weil ein solches überhaupt nicht besteht, wenigstens nur in der immer noch von der alten dynamischen Befruchtungstheorie beeinflussten Phantasie meiner Gegner.

Aber, so werden Sie fragen, woher kommen denn die schlimmen Folgen der Inzucht, wenn nicht von der Vereinigung allzu nahe verwandter Keimplasmen? Nun gewiss gerade davon kommen sie her, nur nicht von einem hier zu geringen »formativen Reiz«, einem direkten, formativ wirkenden chemischen Einfluss der beiden Vererbungssubstanzen aufeinander, sondern eben von den indirekten Wirkungen, welche diese allzu ähnlichen Erbmassen während der Bildung des neuen Individuums setzen. Damit Sie nicht glauben, dass ich gegen Windmühlen kämpfe, will ich Ihnen aus den zahlreichen Beispielen von schlimmen Folgen der Inzucht einen vorführen, den man mir entgegengehalten hat als besonders beweisend für die Auffassung der Amphimixis im Sinne eines »formativen Reizes«, dessen Stärke von der Verschiedenheit der beiderlei Keimsubstanzen abhänge. Der berühmte Thierzüchter NATHUSIUS liess die Nachkommen einer aus England importirten trächtigen Sau der grossen Yorkshire-Rasse sich durch Inzucht während dreier Generationen fortpflanzen. Das Resultat war ungünstig, da die Jungen von Konstitution schwach und wenig fruchtbar waren. Eines der letzten weiblichen Thiere produzirte z. B., nachdem es sich mit seinem eigenen Onkel, der mit Sauen von anderen Rassen als produktiv bekannt war, gekreuzt hatte, einen Wurf von sechs, und einen zweiten Wurf von fünf schwachen jungen Schweinen. Als dann aber NATHUSIUS dasselbe Schwein mit dem Eber einer kleinen schwarzen Rasse, welcher Eber mit Schweinen seiner eigenen Rasse sieben bis neun Junge erzeugte, gepaart hatte, ergab das Schwein von der grossen Rasse mit dem kleinen schwarzen Eber im ersten Wurf einundzwanzig und im zweiten Wurf achtzehn junge Schweine.

Wie sollte nun dieser in der That erstaunliche Unterschied in der Fruchtbarkeit des betreffenden Schweins die Folge eines »formativen

Reizes« sein, den die Samenzellen des fremden Ebers auf die Eizellen des weiblichen Thiers ausübten? Wenn die Nachkommen des Schweins fruchtbarer gewesen wären, als die Mutter, dann hätte man wenigstens ein logisches Recht, daran zu denken, wie aber die Eizellen dieses Mutterschweins selbst durch die Befruchtung der aus dem Ovarium hinabgleitenden Eizellen mit fremdem Samen sich an Zahl aufs Doppelte und Dreifache vermehrt haben sollten, ist nicht zu ersehen; die Zahl der sich aus dem Eierstock lösenden Eier hängt in erster Linie davon ab, wie viele reife Eier in demselben vorhanden sind; wenn wir also nicht die wenig wahrscheinliche Annahme machen wollen, dass das Bespringen des fremden Ebers sofort die Reife einer grösseren Zahl von Eiern zur Folge hatte, so werden wir den Grund dieser plötzlichen Fruchtbarkeit wo anders als im Eierstock des Thiers suchen müssen, vielleicht in zufälligen Umständen, die wir nicht kennen und die das Ovarium momentan ergiebiger machten, vielleicht aber auch darin, dass durch die Inzucht verschiedene kleine Abweichungen des Baues sich an dem Thier ausgebildet hatten, unter welchen auch solche sich befanden, welche die Befruchtung der auch vorher schon reichlich produzirten Eizellen durch den Samen des stammverwandten Ebers erschwerte und öfters misslingen liess. Bestimmtes darüber vermag ich begreiflicherweise nicht zu sagen, allein wir wissen ja, dass sehr geringe Veränderungen an den Samenfäden oder dem Ei, im Stande sind, die Befruchtung zu erschweren oder zu verhindern. Ich erinnere nur an die interessanten Kreuzungsversuche, welche Pflüger und Born vor nahezu 20 Jahren schon mit Batrachiern angestellt haben und welche ergaben, dass von zwei nächstverwandten Arten von Fröschen häufig zwar die Eier der Art *A* befruchtet werden vom Samen der Art *B*, nicht aber umgekehrt die Eier der Art *B* vom Samen der Art *A*. So verhält es sich z. B. mit dem grünen Wasserfrosch, Rana esculenta, und dem braunen Grasfrosch, Rana fusca, und der Grund dieser Ungleichheit in der Wirksamkeit des Samens liegt einfach in »grob mechanischen« Verhältnissen, in der Weite der Mikropyle des Eies und der Dicke des Spermatozoen-Kopfs. Wenn jede Art ein Mikropyle besitzt, »die gerade so weit ist, dass das Spermatozoon der eigenen Art passiren kann«, so wird eine andere Art diese Eier nur dann befruchten können, wenn der Kopf ihrer Spermatozoen nicht dicker ist als der der ersten Art. Deshalb befruchten erfahrungsgemäss die Spermatozoen der Rana fusca fast alle Eier anderer verwandter Arten, denn

sie haben den dünnsten und zugleich einen sehr spitzen Kopf. Es hängt also hier am mikroskopischen Bau des Eies und der Samenzelle, ob Befruchtung erfolgen kann oder nicht, und so kann man sich vorstellen, dass ähnliche oder auch ganz andere kleine Veränderungen des Eies in dem Fall des NATHUSIUS'schen Schweines eingetreten waren, die die Befruchtung der Eier mit dem Samen der eigenen Familie erschwerten, und zwar werden dieselben durch die fortgesetzte Inzucht entstanden sein, weil diese immer wieder von Neuem dieselben Ide im befruchteten Ei zusammenführt, und so etwa vorhandene ungünstige Variationsrichtungen verstärkt.

So allein scheint mir überhaupt die nachtheilige Wirkung der Inzucht verständlich zu werden. Von beiden elterlichen Seiten her kommen identische Ide im befruchteten Ei zusammen, und zwar um so zahlreichere, je länger die Inzucht anhält, denn bei jeder Keimzellen-Reife wird ja die Zahl differenter Ide um Einiges vermindert, ihre Gesammtzahl muss nach und nach sinken, und es ist denkbar, dass sie zuletzt bis auf eine einzige Id-Art herabsinkt, d. h. dass das Keimplasma dann nur noch aus identischen Iden besteht. Wenn nun in einigen der das Keimplasma zusammensetzenden Ide zufällige Variationen gewisser Determinanten in ungünstiger Richtung enthalten sind, so kommen diese in den Nachkommen von väterlicher und von mütterlicher Seite her zusammen, und zwar in um so zahlreicheren Iden, je länger die Inzucht schon andauert, je geringer die Zahl also der differenten Ide wird. Die ungünstigste Variationsrichtung dauert somit an, und ihr Einfluss auf die Bildung eines neuen Nachkommen wird um so grösser, je grösser die Zahl der identischen Ide mit den ungünstigen Variationen wird. Es leuchtet ein, dass die Kreuzung eines solchen gewissermassen in leiser Degeneration befindlichen Thiers mit einem Partner einer fremden Familie sofort einen guten Einfluss auf die Nachkommen haben muss, denn dabei werden ganz fremde Ide mit anderen Variationen ihrer Determinanten dem alzu monoton gewordenen Inzucht-Keimplasma beigemischt.

Aus dieser theoretischen Erklärung der Schäden der Inzucht geht aber zugleich hervor, dass nicht nothwendig jede Inzucht schon Degeneration bedingt, denn sie setzt ungünstige Variationsrichtungen des Keimplasmas als Ausgangspunkt derselben voraus; solange solche fehlen, können auch durch Inzucht keine Entartungen eintreten, und auch dies stimmt mit den Thatsachen, denn die schlechten Folgen der Inzucht sind erfahrungsgemäss sehr verschieden gross und können auch ganz ausbleiben. Am grössten

aber sind sie bei künstlich vom Menschen gezüchteten Rassen, die also schon lange nicht nur unter unnatürlichen, direkt wirkenden Bedingungen stehen, sondern die auch dem reinigenden Einfluss der Naturzüchtung entrückt sind, bei denen also alle Wahrscheinlichkeit dafür spricht, dass mancherlei ungünstige Variationsrichtungen ihrer Determinanten aufgekommen sein werden.

Wie aber ist es zu verstehen, dass reine Parthenogenese ungezählte Generationen hindurch fortdauern kann, ohne dass solche Degenerationen eintreten? Ich glaube: sehr einfach. Wohl bleiben auch hier dieselben Ide, die der Stammmutter eigen waren, auch in den Nachkommen enthalten, aber sie vermindern sich nicht an Zahl, denn bei der reinen und regelmässigen Parthenogenese, z. B. von Cypris reptans fällt die zweite Reifungstheilung des Eies aus, also gerade die die Reduktion bewirkende Kerntheilung. Dazu kommt noch, dass auch die Zuführung identischer Ide, wie sie bei der Inzucht in jeder Amphimixis stattfinden muss, wegfällt, und — was gewiss von grosser Bedeutung ist — dass es sich in allen diesen Fällen um alte Arten handelt, die im Naturzustand leben, unter denselben Bedingungen, unter denen sie auch als amphigone Arten gelebt haben, nicht um neugeprägte Rassen unter künstlichen Bedingungen, wie dies bei den bekannten Inzuchtversuchen wohl immer der Fall ist.

Gewiss werden auch bei alten Arten im Naturzustand ungünstige Variationen im Keimplasma sich einstellen und bei rein parthenogenetischer Fortpflanzung sich lange steigern können, weil die Ide mit den ungünstig variirenden Determinanten nicht mehr durch Reduktionstheilung beseitigt werden, aber diejenigen Individuen, bei welchen die ungünstige Variationsrichtung bis zum Überschreiten des Selektionswerthes anwächst, werden eben dann der Auslese verfallen und allmälig ausgemerzt werden, ja die Auslese der Schlechteren wird hier eine radikalere sein, als bei Amphigonie, weil hier alle Kinder der Mutter nahezu gleich sind, also der ganze Stamm der Austilgung verfällt, wenn die Mutter sich ungünstig verändert.

Nur eine Umwandlung in günstigem Sinn, eine Anpassung an neue Lebensbedingungen, sofern sie wenigstens die gleichzeitige Veränderung und harmonische Zusammenpassung vieler Theile verlangt, wird — so weit ich sehe — bei rein parthenogenetischer Fortpflanzung nicht geleistet werden können, und ebensowenig eine Rückbildung überflüssig werdender komplizirterer Theile. Zu Beidem gehört nach meiner Auffassung die häufige Neumischung der

Ide des Keimplasmas, ohne welche komplizirte Gebilde weder sich harmonisch umbilden, noch in eine gleichmässige, alle ihre Theile betreffende Rückbildung gerathen können. Als ein Beispiel für den letzteren Fall kann dasjenige Organ der rein parthenogenetischen Arten von Muschelkrebschen (Ostracoden) betrachtet werden, welches eben durch das Aufgeben amphigoner Fortpflanzung funktionslos wird: die Samentasche der Weibchen. Alle diese Arten besitzen noch unverändert ihr Receptaculum seminis, eine grosse birnförmige Blase mit langem, dünnem, spiralig aufgerolltem Ausführungsgang, sehr zweckmässig darauf eingerichtet, dass die enormen Samenfäden der Männchen einzeln in ihnen hinaufwandern, sich in schönster Ordnung zu einer grossen Schleife in dem Receptaculum nebeneinander lagern und später zur Befruchtung der abgelegten Eier einzeln wieder herabwandern können. Bei Cypris reptans und mehreren anderen Arten gibt es aber in den bisher genau untersuchten Fundorten keine Männchen, und immer findet man das Receptaculum der Weibchen leer. Dennoch zeigt es keine Andeutung von Degeneration. Es wäre nun wohl möglich, dass wie bei dem ähnlich lebenden Apus cancriformis zwar in den meisten Kolonien dieser Arten die Männchen ausgestorben wären, dass sie aber trotzdem noch hier und da auf dem Gesammt-Wohngebiet der Art zeitweise vorhanden wären, und wenn sich dies herausstellen sollte, so würde es um so mehr den auch sonst wahrscheinlichen Schluss bestätigen, dass die reine Parthenogenese dieser Arten in den meisten ihrer Wohnstätten, phylogenetisch gesprochen, noch nicht lange besteht. Aus diesem Grunde darf die Tragweite der völligen Erhaltung des Receptaculum bei ausschliesslicher Parthenogenese nicht überschätzt werden. Immerhin beweist sie, dass Rückbildung eines überflüssigen Organs auch nach Hunderten von Generationen noch nicht einzutreten braucht, und darin liegt in jedem Falle eine Bestätigung der Ansicht, dass es »zufällige« Keimesvariationen sind, welche den Anstoss zur Rückbildung geben. Sie erst leiten durch Germinalselektion eine abwärts gerichtete Variation ein, die nun, da es sich um ein für die Erhaltung der Art gleichgültiges Organ handelt, durch Personalselektion in ihrem Fortgang nicht behindert wird. Ob nun bei diesen parthenogenetischen Arten die Verkümmerung des Receptaculum schon eingetreten wäre, falls dieselben die sexuelle Fortpflanzung wenigstens periodisch beibehalten hätten, wie dies bei den parthenogenetischen Generationen der alternirend parthenogenetisch und geschlechtlich sich vermehrenden Blattläuse thatsächlich der Fall ist, das können wir nicht beurtheilen,

da wir weder in dem einen, noch in dem anderen Fall etwas über die bisher abgelaufene Dauer der Parthenogenese wissen, noch auch irgend einen Anhalt für die Abschätzung der Zahl von Generationen haben, die dazu gehört, um ein überflüssig gewordenes Organ ins Wanken zu bringen. Wir wissen nur, dass die parthenogenetischen Generationen der Blattläuse ein Receptaculum nicht mehr besitzen, während diejenigen anderer, alternirend sich fortpflanzender, aber vielleicht in dieser Hinsicht jüngerer Insekten, wie mancher Gallwespen, dasselbe wie die Muschelkrebse noch besitzen.

Eines Falles von Parthenogenese muss ich noch erwähnen, weil er bisher der Keimplasmatheorie als ein drohendes Räthsel entgegenstand, das nun seine Lösung gefunden hat, ich meine die fakultative Parthenogenesis der Biene. Wenn die männlichen Eier der Bienen unbefruchtet bleiben, und dann doch zwei Richtungstheilungen durchlaufen, welche die Zahl der Ide im Eikern auf die Hälfte herabsetzen, so muss die Zahl der Ide des Keimplasmas bei der Biene stetig abnehmen, und es ist deshalb von englischen Forschern in diesem Verhalten ein vernichtender Beweis für die Unhaltbarkeit der Id-Lehre und der ganzen Keimplasmatheorie gesehen worden. Offenbar liegt darin auch ein Widerspruch gegen die Theorie, und es fragt sich nur, ob es nicht blos ein scheinbarer ist, der sich löst, sobald die Thatsachen genauer bekannt sind. Hauptsächlich aus diesem Grund habe ich die Untersuchungen Dr. PETRUNKEWITSCH's veranlasst, deren Ergebnisse ich in einem früheren Vortrag schon theilweise angeführt habe. Sie haben bestätigt, dass die männlichen Bieneneier unbefruchtet bleiben, sowie dass zwei Richtungstheilungen stattfinden, und dass in Folge dessen der Eikern nur die halbe Zahl der Chromosomen enthält. Dass diese sich dann durch Theilung wieder auf die Normalzahl vermehren, ist für die Theorie keine Rettung, denn dadurch können nur identische Ide gebildet werden, während die Bedeutung der Vielheit der Ide doch vor Allem eben in ihrer Verschiedenheit liegt. Durch die Halbirung der Id-Zahl in jedem männlichen Ei müsste, wenn auch nicht eine dauernde Herabsetzung der Id-Ziffer, so doch eine Monotonisirung des Keimplasmas eintreten, indem die Zahl differenter Ide stetig ab- und diejenige identischer Ide ebenso stetig zunähme. Auch das wäre ein Widerspruch gegen die Theorie. Nun hat sich aber durch Herrn Dr. PETRUNKEWITSCH's Untersuchungen herausgestellt, dass von den vier Kernen, welche durch die beiden Richtungstheilungen sich bilden, die beiden mittleren (Fig. 79, *K2* u. *K3*) wieder miteinander vereinigen, zu einem Kern

verschmelzen, und dass aus diesem Kopulationskern im Laufe der Embryogenese die Urkeimzellen des Embryo hervorgehen. Nun können aber in diesem »Richtungskopulationskern« sämmtliche ursprünglich im Kern des unreifen Eies vorhanden gewesenen Ide wieder vereinigt sein, nämlich dann, wenn die zwei in Fig. 79 einander zugewandte Kerne *K2* u. *K3* differente Ide enthalten. Dass dem so ist, lässt sich freilich den Iden selbst nicht ansehen, aber es scheint mir daraus mit grosser Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, dass es ungleiche Pole der beiden Kernspindeln sind, welche sich hier vereinigen, nämlich der untere Pol (Tochterkern) der oberen

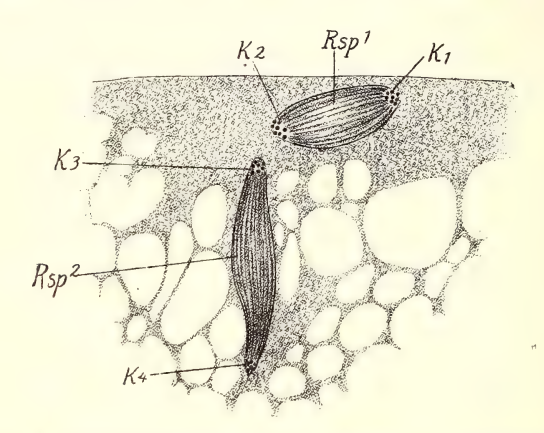


Fig. 79 (wiederholt). Die zwei Reifetheilungen des männlichen (unbefruchteten) Bieneneies nach PETRUNKEWITSCH. *Rsp1* erste Richtungsspindel, *K1* und *K2* die zwei Tochterkerne derselben, *Rsp2* zweite Richtungsspindel, *K3* und *K4* die zwei Tochterkerne derselben. Im folgenden Stadium verbinden sich *K2* und *K3* zum Ur-Geschlechtskern. Starke Vergrösserung.

Spindel und der obere Pol der unteren Spindel. In der ersten Richtungsspindel lagen 32 Chromosomen, die sich durch Verdopplung aus 16 gebildet hatten, und von denen 16 in den ersten Richtungskern übergingen, 16 den Grundstock für die zweite Richtungsspindel bildeten. Diese je 16 Chromosomen müssen die gleichen gewesen sein, da sie durch Theilung aus 16 Mutterchromosomen entstanden sind. Bezeichnen wir sie als die Chromosomen *a*, *b*, *c*, *d—q*, so werden diese selben Chromosomen in den beiden in Fig. 79 abgebildeten Kernspindeln bei Beginn der Theilung enthalten gewesen sein, und acht davon gingen in jeden Tochterkern. Wenn nun *a—k* an den je oberen Pol der Spindel wanderte, *i—q* an den je unteren Pol, so müssen also durch Verschmelzung von *K2* mit *K3* sämmtliche

Ide, die ursprünglich vorhanden waren, wieder zusammentreffen. Auf diese Erwägung gestützt, hatte ich Herrn PETRUNKEWITSCH von vornherein die Vermuthung ausgesprochen, es möchte dieses Kopulationsprodukt den Grundstock für die Bildung der Keimzellen der männlichen Biene abgeben, und die mühsame und schwierige Untersuchung hat diese Voraussage bestätigt, so seltsam es auch scheinen mag, dass die männlichen Keimzellen hier einen anderen Ursprung haben sollen, als die weiblichen. Für die Theorie aber bildet dieser Befund wohl eine starke Stütze. Man könnte ja freilich geltend machen, dass die angenommene regelmässige Vertheilung der Ide auf die beiden Tochterkerne nicht zu erweisen sei, allein, dass diese Theilungsapparate sehr genaue Arbeit liefern, wissen wir, und dürfen es wohl in noch höherem Grade vermuthen, und welch' andere Auslegung der von PETRUNKEWITSCH[1] festgestellten, unerwarteten Bildung der Keimzellen aus den beiden Richtungskernen könnte geltend gemacht werden, wenn die eben vorgetragene zu verwerfen wäre? Ein klarerer Hinweis auf die individuelle Verschiedenheit der Ide und ihre hohe Bedeutung kann wohl nicht verlangt werden, als er in der Thatsache liegt, dass bei den männlichen Bieneneiern ein anderer neuer Modus der Keimzellen-Bildung eingeschlagen wird, nachdem dem Eikern die Hälfte seiner Ide einmal unwiederbringlich entzogen ist. Wir sehen daraus, dass für die einzelne Ontogenese auch Verdopplung durch identische Ide ausreicht, dass aber für die Weiterentwicklung der Art die Beibehaltung der Id-Mannichfaltigkeit von Bedeutung ist.

[1] Die ausführliche Arbeit Dr. PETRUNKEWITSCH's hat mir bereits vorgelegen und wird in Bälde erscheinen.

XXX. Vortrag.

Inzucht, Parthenogenese, asexuelle Vermehrung und ihre Folgen.

Meine Herren! Wir sahen, dass fortgesetzte Inzucht das Keimplasma monoton gestalten und dadurch unplastisch machen muss, den Forderungen der Anpassung gegenüber. Demgemäss fanden wir die Gameten vieler Einzelliger so eingerichtet, dass sie nur für Gameten einer anderen Abstammungslinie Anziehungskraft besitzen, nicht für die der eigenen. Bei Vielzelligen würde die schärfste Form der Inzucht die ununterbrochene Selbstbefruchtung von Zwittern sein; hier müsste die Einförmigkeit des Keimplasmas noch rascher als bei gewöhnlicher Inzucht den höchsten Grad erreichen. Daraus lässt sich verstehen, warum wir sehr früh schon dem Gonochorismus begegnen, der Trennung der Arten in weibliche und männliche Individuen. Schon bei den Protophyten findet sich diese Einrichtung vereinzelt vor, so bei den Vorticellinen unter den Infusorien.

Bei den Metazoen und Metaphyten ist die Getrennt-Geschlechtlichkeit in grösstem Massstabe durchgeführt, sie fehlt wohl in keiner grösseren Gruppe, und ist in manchen, z. B. in dem Thierkreis der Wirbelthiere die ausschliessliche Norm geworden. Aber in vielen Abtheilungen des Thier- und Pflanzenreichs spielt auch der Hermaphroditismus, das Zwitterthum, eine bedeutende Rolle, so bei den Landschnecken und bei den Blüthenpflanzen.

Offenbar steht die geschlechtliche Einrichtung einer Art in genauester Beziehung zu den Lebensumständen derselben, und wenn es auch von dem Bestreben der Natur, Inzucht zu verhüten und Wechselkreuzung zu sichern, herrührt, dass wir so zahlreiche gonochoristische Arten finden, so ist davon doch in zahlreichen Fällen wieder abgegangen worden, und zwar immer dann, wenn die Lebensbedingungen der betreffenden Gruppe oder Art es erforderten. Der Inzucht wird dann auf andere Weise soviel als möglich gesteuert, z. B. dadurch, dass eine Einrichtung getroffen wird, welche wenigstens von Zeit zu Zeit Kreuzung der Individuen herbeiführt. Schliesslich scheinen aber doch auch Fälle von reiner und steter Selbstbefruchtung vorzukommen, und auch diese lassen sich wohl mit unserer Anschauung vereinigen, nach welcher Wechselkreuzung zwar ein Vortheil ist, aber auch nur ein blosser Vortheil, der abgewogen werden kann gegen andere Vortheile, und der eventuell auch gegen sie aufgegeben werden kann. Mit der Verjüngungstheorie dagegen verträgt sich diese Thatsache so wenig, als immerwährende Parthenogenesis, weil nach ihr Mischung verschiedener Individuen Conditio sine qua non für die Fortdauer des Lebens eine Art ist.

Es wäre mir unmöglich, Ihnen alle die verschiedenen Abirrungen der Natur vom reinen Gonochorismus vollständig aufzuzählen, aber ich will wenigstens versuchen, Ihnen einen Überblick über dieselben zu geben und die Haupterscheinungen dieser verschiedenen Modalitäten der »geschlechtlichen Fortpflanzung« unserem Gedankenkreis einzuordnen. Ich muss dabei Pflanzen und Thiere berücksichtigen, doch lasse ich die Thiere als das mir vertrautere Gebiet vorausgehen.

Wo also finden wir im Thierreich, dass die Natur von dem Gonochorismus, der Trennung der Geschlechter, abgegangen ist, und aus welchen Gründen musste sie es thun? und weiter, wie hilft sie sich, um diesen Verzicht auf die einfachste Sicherung steter Wechselkreuzung der Individuen wieder gut zu machen?

Überblicken wir das Thierreich in Bezug auf diese Verhältnisse, so finden wir Zwitterthum hauptsächlich bei solchen Arten, welche im Zustand der Reife ihre freie Ortsbewegung verloren haben und festgewachsen sind, wie die Austern, die Rankenfüsser unter den Krebsthieren, die Mooskorallen und die auf Steinen am Boden des Meeres festgewachsenen Seescheiden (Ascidien). Für solche Arten muss es oft vortheilhaft gewesen sein, wenn jedes Individuum als Mann und als Weib funktioniren konnte, besonders dann, wenn

es zur Selbstbefruchtung fähig war, weil dann auch einsam oder in geringer Zahl beisammen sitzende Thiere nicht verloren zu gehen brauchten für die Erhaltung der Art. Der Artbestand wurde dadurch besser gesichert, als durch Trennung der Geschlechter, bei der es ja häufig hätte vorkommen müssen, dass die zufällig benachbart angewachsenen Thiere desselben Geschlechtes gewesen, folglich unfruchtbar geblieben wären. Nun befruchten allerdings viele dieser Arten sich nicht selbst, sondern gegenseitig, aber auch dies bringt einen grossen Vortheil mit sich, weil bei festsitzenden Thieren der Samen doppelt so viele Individuen befruchten wird, wenn jedes von ihnen Eier in sich enthält, als wenn die Hälfte derselben aus Männchen bestünde. Es ist also gewissermassen eine Ökonomie des Samens, aber zugleich auch der Eier, welche das Zwitterthum hier bewirkt; beide kostbaren Produkte sollen sowenig als möglich vergeudet werden. Deshalb finden wir auch nicht allein festgewachsene, sondern auch blos schwerfällige, langsam bewegliche Thiere mit weiblichen und männlichen Fortpflanzungsorganen ausgerüstet, wie z. B. alle unsere Landschnecken. Sie begatten sich gegenseitig; wenn Zwei sich begegnen, so begegnen sich immer Mann und Weib, und es wird trotz ihrer langsamen Bewegung kaum vorkommen, dass eine Schnecke nicht zur Fortpflanzung gelangt, weil sie keinen Genossen gefunden hätte. Ähnlich verhält es sich bei den Regenwürmern, die ebenfalls nicht geeignet sind, weite Reisen nach der Suche des anderen Geschlechtes zu machen; auch sie und die Blutegel funktioniren gleichzeitig als Mann und als Weib, während ihre nächsten Verwandten, die Borstenwürmer des Meeres, getrennten Geschlechtes sind entsprechend ihrer ungleich freieren Bewegungsfähigkeit im Wasser.

In derartigen Fällen ist Selbstbefruchtung öfters ganz ausgeschlossen, sie ist physisch nicht möglich, und das Zwitterthum sichert hier die Kreuzbefruchtung ebensogut, als ob die Geschlechter getrennt wären, ähnlich wie bei vielen Zwitterblumen — wie wir früher sahen — der Pollen so beschaffen und so in der Blume angebracht ist, dass er nicht von selbst auf die Narbe gelangen kann. Bei der Auster z. B. ist das Thier in seiner Jugend männlich, entleert den aus einer ungeheuern Masse kleiner Spermatozoen bestehenden Samen ins Wasser und befruchtet dadurch die älteren, nur noch als Weibchen funktionirenden Individuen, die mit ihm auf derselben Austernbank angewachsen sind, um dann in einem späteren Stadium der Entwicklung nun selbst weiblich zu werden, und nur noch Eier

hervorzubringen. Man hat diese Einrichtung, von der ich Ihnen gleich noch ein Beispiel anführen werde, als zeitliches Zwitterthum bezeichnet. Hier ist nicht nur Selbstbefruchtung, sondern auch nahe Inzucht ausgeschlossen, weil immer eine jüngere, einmalig als Männchen funktionirende Generation sich mit einer älteren weiblich gewordenen vermischt.

Anders bei Parasiten, wenn sie vereinzelt im Innern eines Wohnthieres leben; für sie war es unumgänglich nothwendig, dass sie nicht nur beiderlei Keimzellen hervorbringen, sondern auch dieselben zur Befruchtung vereinigen können, und so besitzen sie denn auch das Vermögen der Selbstbefruchtung. So kommt in der Harnblase des Frosches ein Plattwurm vor, Polystomum integerrimum, welcher zwar besondere Organe zu wechselseitiger Befruchtung besitzt, aber welcher auch zur Selbstbefruchtung fähig ist für den häufig vorkommenden Fall, dass das Thier an seinem Wohnort ohne Genossen bleibt. Aber diese Selbstbefruchtung wird immer wieder von Kreuzbefruchtung unterbrochen, denn nicht selten finden sich zwei, drei, ja vier solche Parasiten in eines Frosches Harnblase beisammen.

Auch bei den Bandwürmern ist eine Kreuzbefruchtung nicht ausgeschlossen, da nicht selten zwei oder mehrere solche Thiere zugleich den Darm eines Wirthes bewohnen. Aber auch für den Fall des Alleinseins wird wenigstens doch verhindert, dass die einzelnen Glieder, d. h. Geschlechts-Individuen des Bandwurms, sich selbst befruchten, und zwar durch denselben Kunstgriff der Natur — bildlich gesprochen —, den wir schon bei der Auster kennen gelernt haben, dadurch nämlich, dass jedes Glied zuerst die männlichen Geschlechtsorgane zur Reife bringt und dann erst die weiblichen. Auch bei gewissen schmarozenden Asseln der Gattung Anilocra und verwandter Formen wird nahe Inzucht durch dieses Mittel zeitlich vertheilten Zwitterthums verhütet.

In noch anderer Weise geschieht dies bei solchen Krebsthieren, welche im reifen Zustand festgewachsen sind, bei den Cirrhipedien oder Rankenfüssern. Diese als »Meeres-Eicheln« (Balanus) und »Entenmuscheln« bekannten Thiere sind theils auf Steinen und Felsen, theils auch auf beweglicher Unterlage, auf Schiffskielen, schwimmenden Holz-, Kork- und Rohrstücken, auch auf See-Schildkröten und Walfischen festgewachsen, und obwohl sie meist in grösserer Anzahl, oft sogar in Menge dicht bei einander sitzen, vermögen sie sich doch wohl nur ausnahmsweise gegenseitig zu befruchten, und sind daher wesentlich auf Selbstbefruchtung angewiesen. Nun hat aber CH. DARWIN

schon vor langer Zeit entdeckt, dass viele von ihnen trotz ihrem Zwitterthum dennoch auch Männchen haben, kleine, zwerghafte, sehr bewegliche, und nur auf ein ganz kurzes Leben berechnete Wesen, die neben zwittrigen Thieren zuerst ganz überflüssig erschienen, und die man deshalb lange als rudimentäre Männchen, gewissermassen die letzten Überreste einer vergangenen, getrennt geschlechtlichen Vorstufe der heutigen Cirrhipedien auffasste. Heute müssen wir ihnen offenbar eine weit tiefere Bedeutung beilegen, denn diese sog. »Primordialmännchen« obwohl höchst vergängliche, mund- und darmlose Wesen ermöglichen doch allein die Kreuzbefruchtung der Art. Welches Gewicht

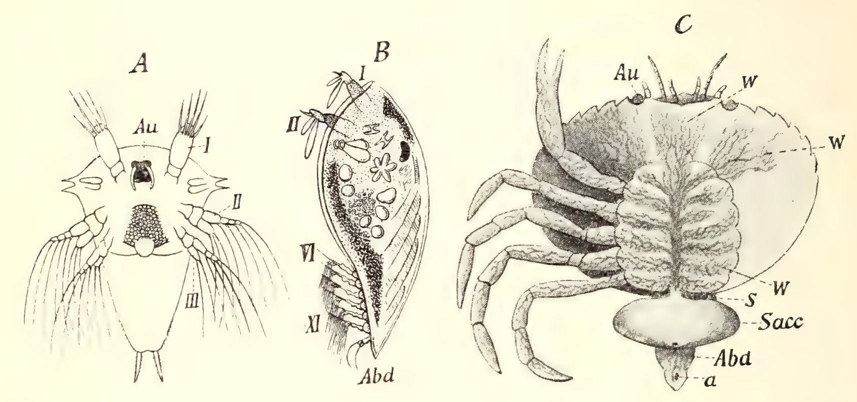


Fig. 112 (wiederholt). Entwicklung des Schmarozer-Krebses Sacculina carcini nach R. Hertwig. *A* Nauplius-Stadium, *Au* Auge, *I*, *II*, *III* die drei Gliedmassenpaare. — *B* Cypris-Stadium, *VI—XI* die Schwimmfüsse. — *C* Reifes Thier (*Sacc*), eingesenkt in seinen Wirth, die Krabbe Carcinus maenas mit seinem die Eingeweide umspinnenden Geflecht von feinen Wurzel-Ausläufern (*w*); *s* Stiel, *sacc* Leib des Schmarozers, *oe* Öffnung seiner Bruthöhle, *Abd* Abdomen der Krabbe.

die Natur auf ihre Beibehaltung legt, zeigen besonders die durch Fritz Müller und durch Yves Delage genau studirten schmarozenden Cirrhipedien, jene sackförmigen, durch den Parasitismus gänzlich entstellten Rhizocephalen oder Wurzelkrebse, deren ausgebildete Thiere zwittrig sind und theils in, theils an Krabben und Einsiedlerkrebsen leben (Fig. 112, *C*, *sacc*). Diese befruchten sich zwar auch selbst, sind aber in ihrer Jugend noch getrennten Geschlechtes, und die Weibchen sind so eingerichtet, dass sie gerade zu der Zeit zum ersten Mal Eier ablegen, wenn die Männchen des folgenden Jahrgangs auftreten. So wird also jede erste Eiablage der Weibchen von jenen frei schwimmenden, winzigen, »Primordialmännchen« befruchtet, dann aber bekommen die Weibchen selbst einen Hoden und dann

befruchten sie sich nur noch selbst; die Männchen aber sterben nach der Begattung rasch ab, um erst im folgenden Jahr von Neuem wieder in einer Generation aufzutreten. Sie sind also nichts weniger als blosse historische Reminiscenzen, Denksteine der Vorgeschichte der heutigen Arten, sondern sie vermitteln eine regelmässige Kreuzbefruchtung der Arten und dadurch also eine stete Beimischung neuer Ide zum Keimplasma. Es ist hier nicht der Ort, um auf die wundersame Lebensgeschichte dieser Schmarozer im Genaueren einzugehen; ich kann nur sagen, dass, wenn man diese Geschichte kennt und sich klar macht, mit welchen Schwierigkeiten hier die Beibehaltung der die Kreuzung vermittelnden »Primordialmännchen« verbunden sein musste, man nicht zweifeln wird, dass Kreuzung ein unentbehrlicher Theil der Amphimixis ist, die ohne ihr mindestens zeitweises Dazwischentreten bedeutungslos würde. Das lehren, so scheint mir, gerade diese zahlreichen Fälle einer, man möchte sagen, zwangsweisen Beibehaltung besonderer ephemerer Männchen bei zwittrigen, sich selbst befruchtenden Thieren; das folgt aber auch aus der Theorie, denn fortgesetzte Selbstbefruchtung müsste die Ide alle identisch werden lassen im Keimplasma eines Individuums, und die Vermischung zweier Keimplasmen, die beide nur dieselben identischen Ide enthielten, hätte wenigstens nach der Keimplasma-Theorie keinen Sinn mehr.

So sehen wir, dass im Thierreich Zwitterthum immer auf die eine oder andere Weise mit Wechselkreuzung verbunden auftritt, wenn auch Letztere oft nur selten, meist nur periodisch eingreift und dem der Einförmigkeit zueilenden Keimplasma wieder neue Ide zuführt. Ganz analoge Einrichtungen finden wir nun auch in Bezug auf Parthenogenese und es lohnt sich wohl, auch darauf einen Blick zu werfen.

Parthenogenese bewirkt eine ganz bedeutende Erhöhung der Fruchtbarkeit der Art, und darin liegt offenbar der Grund ihrer Einführung in die Naturerscheinungen. Durch Eintritt von Parthenogenese wird die Menge der von einer bestimmten Thierkolonie produzirten Eier sofort auf das Doppelte erhöht, weil dann jedes Individuum Weibchen ist, und da die Vermehrung in geometrischer Proportion anwächst, so übertrifft in wenigen Generationen schon die parthenogenetische Fortpflanzung die zweigeschlechtliche an Nachkommenzahl um ein Ungeheures. Wir können also verstehen, warum bei Thieren, deren Lebensbedingungen nur kurze Zeit hindurch günstig sind, dann aber zweifelhaft und gefahrvoll für lange Zeit werden, Parthenogenese eingeführt ist. So steht es bei den »Wasserflöhen«, den Daphniden

(siehe Fig. 57 u. 58, p. 247), deren Wohnorte, Tümpel, Teiche, Sümpfe oft im Sommer ganz austrocknen, oder doch im Winter zufrieren, so dass ein Weiterleben ihrer Kolonien vollständig oder doch nahezu vollständig unmöglich wird, und die Erhaltung der Art nur durch die Hervorbringung hartschaliger Dauereier gesichert werden konnte, die zu Boden sinken und im Schlamm eintrocknen, einfrieren oder auch nur in Schlaf verharren. Sobald dann von Neuem günstige Bedingungen eintreten, schlüpfen aus den Dauereiern junge Thiere, welche alle Weibchen sind und sich durch Parthenogenese fortpflanzen, so dass nach wenigen Tagen schon zahlreiche Nachkommen umherwimmeln, die auch ihrerseits alle wieder Weibchen sind und sich ebenso fortpflanzen. So geht es bei vielen Daphniden eine Anzahl von Generationen hindurch weiter, und es entsteht so eine ganz ungeheure Anzahl von Thieren, die einen Sumpf z. B. so dicht erfüllen können, dass man mit wenigen Zügen des feinen Netzes einen förmlichen Thierbrei herauszieht, und dass in unseren Teichen und Seeen diese kleinen Kruster die Hauptnahrung zahlreicher Fische bilden können. Aber trotz enormer Vertilgung durch Feinde bleiben doch am Ende der günstigen Jahreszeit immer noch Massen von ihnen übrig und diese nun bringen die Dauereier hervor, und zwar nach vorhergegangener Befruchtung, denn kurz zuvor sind auch Männchen unter den Nachkommen der bisher rein parthenogenetischen Weibchen aufgetreten. Obgleich nun jedes Weibchen nur wenige solche, reich mit Dotter ausgestattete und befruchtungsbedürftige Dauereier hervorbringt, so ist die Gesammtzahl derselben in jeder Kolonie doch eine sehr grosse, weil eben die Zahl der Individuen eine sehr grosse ist; und das muss sie sein, weil diese Eier zwar wohl gegen Kälte und Austrocknen gefeit sind, nur unvollkommen aber gegen die zahllosen kleinen Feinde, welche ihnen nachstellen.

Natürlich ist die Individuenzahl, welche eine Kolonie bildet, bei verschiedenen Arten von Daphniden immerhin recht verschieden, und so verhält es sich auch mit der Zahl der rein parthenogenetischen Generationen, welche der zweigeschlechtlichen vorhergehen. Ich habe früher einmal im Einzelnen nachgewiesen, dass diese Letztere in genauer Abhängigkeit steht von der durchschnittlichen Dauer der günstigen Lebensbedingungen, so dass also z. B. eine Art, die in grossen Seebecken lebt, viele rein parthenogenetische Generationen der zweigeschlechtlichen vorherschickt, welch' Letztere erst gegen den Herbst hin erscheint, während Arten, die in leicht austrocknenden Sümpfen leben, nur wenige rein parthenogenetische Generationen haben, und

gar die eigentlichen Pfützenbewohner schon in der zweiten Generation neben parthenogenetischen Weibchen auch Männchen und Geschlechtsweibchen entstehen lassen.

Wir begegnen also bei den Daphniden einem von Naturzüchtung normirten und geregelten Wechsel von rein parthenogenetischen und von zweigeschlechtlichen Generationen, durch welchen es bewirkt wird, dass die Einförmigkeit des Keimplasmas, welche die Folge reiner Parthenogenese sein müsste, nach einer kürzeren oder längeren Reihe von Generationen wieder aufgehoben wird durch eintretende Amphimixis. Dass die Zahl der parthenogenetischen Generationen eine so wechselnde, wenn auch für jede Art normirte, sein kann, deutet wieder von Neuem darauf hin, dass es sich bei der Amphimixis nicht um eine absolute Bedingung der Lebenserhaltung handeln kann, nicht um eine unentbehrliche Verjüngung, die der Erschöpfung einer Lebenskraft, sei sie nun transscendental oder anderswie gemeint, entgegenwirken soll, sondern um einen bedeutungsvollen Vortheil, der die Art auf ihrer Höhe zu erhalten geeignet ist, und dessen Wirkung eintritt, mag er der Art regelmässig, oder häufig, oder auch nur seltener zu Theil werden.

Man hat diese Art des Generationswechsels, also den Wechsel eingeschlechtlicher (weiblicher) Generationen mit zweigeschlechtlichen als Heterogonie oder Anderszeugung benannt. Gerade bei den Daphniden ist freilich ein Form-Unterschied der parthenogenetischen und der zweigeschlechtlichen Generationen eigentlich nicht vorhanden, denn dieselben Weibchen, welche befruchtungsbedürftige Dauereier hervorbringen, können auch parthenogenetische Eier produziren, obwohl beide sehr verschieden sind, wie wir früher sahen; die Verschiedenheit der Generationen liegt also hier nicht im Bau derselben, sondern in ihrer Anlage zur parthenogenetischen oder zur amphigonen Fortpflanzung, zugleich auch im Fehlen oder Vorhandensein von männlichen Individuen.

Es gibt aber Fälle von Heterogonie, bei denen die verschiedenen Generationen auch dem Bau nach voneinander abweichen. Einen der merkwürdigsten bieten uns die Gallwespen. Bei vielen dieser kleinen, die Gallen an den Blättern, Blüthen, Knospen und Wurzeln besonders der Eichen hervorrufenden Wespchen treten jährlich zwei Generationen auf, von denen die eine in den Sommer, die andere in den ersten Frühling oder auch schon mitten in den Winter fällt. Die Letztere besteht dann nur aus Weibchen und pflanzt sich durch Parthenogenese fort. Wir können dies vom Gesichtspunkt der Zweck-

mässigkeit aus auch gut verstehen, da einmal die im Winter oder im rauhen Vorfrühling aus ihren Gallen ausschlüpfenden Wespen vielen Gefahren ausgesetzt sind, also stark dezimirt werden, ehe sie glücklich dazu gelangen, ihre Eier an die richtige Stelle der Pflanze abzulegen, und da ferner durch das Sichaufsuchen der Geschlechter viel von der kostbaren Zeit verloren gehen würde, häufig gewiss ganz resultatlos. Ohne Nahrung zu sich zu nehmen, und oft unterbrochen von eintretender Kälte oder von Schneefall sucht z. B. das flügellose, einer dicken Ameise nicht unähnliche Weibchen von Biorhiza renalis (Fig. 124, *A*) ein benachbartes Eichengebüsch zu erreichen, kriecht an ihm hinauf, um nun seine Eier in die Tiefe der Winterknospen abzulegen, deren harte, schützende Deckblätter es mit seinem kurzen

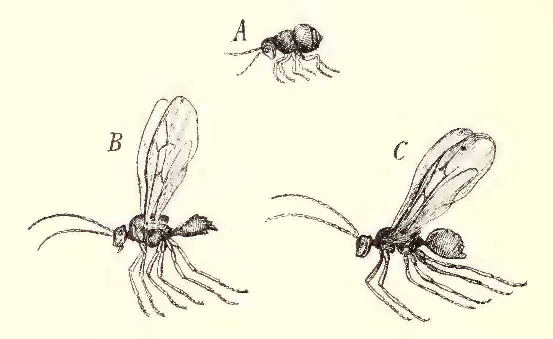


Fig. 124. Generationswechsel einer Gallwespe. *A* Wintergeneration, Biorhiza renum, *B* und *C* Sommergeneration Trigonaspis crustalis, *B* Männchen, *C* Weibchen; nach ADLER.

dicken und scharfen Legestachel mühsam durchbohrt. Stundenlang arbeitet es dann, nachdem es den Stachel glücklich bis in den Kern der Knospe eingesenkt hat, um in das zarte Gewebe eine Menge feiner Kanäle einzubohren, einen dicht neben den anderen, in deren jeden zuletzt ein Ei abgesetzt wird. Das ganze umständliche Geschäft erfordert nach ADLER eine ununterbrochene angestrengte Thätigkeit von über drei Tagen, auch wenn im Ganzen nur zwei Knospen mit Eiern belegt werden. Müsste nun vor jeder Eiablage auch noch das Zusammentreffen mit einem Männchen abgewartet werden, so würden noch zahlreichere Weibchen der Ungunst der Witterung und sonstigen Gefahren zum Opfer fallen, während zugleich die Zahl der ausschlüpfenden Weibchen von vornherein nur halb so gross sein könnte. Es leuchtet ein, dass hier die Parthenogenese von grossem Vortheil war.

Im Sommer sind die klimatischen Verhältnisse für die Gallwespen ungleich günstiger, und so finden wir denn die Sommergeneration zweigeschlechtlich, merkwürdigerweise aber meist so verschieden von der Wintergeneration, dass die Zusammengehörigkeit beider Formen lange Zeit nicht erkannt wurde. Die Fühler, die Beine, besonders auch der Legestachel, dazu die ganze Gestalt des Thiers, seine Grösse, die Ausdehnung des Hinterleibs, der Bau des Thorax und manches Andere sind so verschieden, dass die Systematiker mit vollem Recht — solange man eben nur die Form als Massstab der Zusammengehörigkeit nahm — Winter- und Sommerform in zwei ganz verschiedene Gattungen stellten. Erst als durch Dr. H. ADLER die eine Form aus der anderen gezüchtet worden war, musste man sich überzeugen, dass so starke Abweichungen im Bau dennoch zu einem Generationskreis gehören.

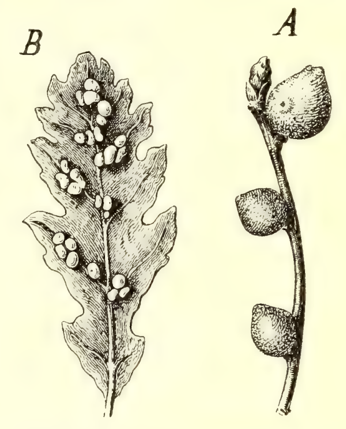


Fig. 125. Die zu den beiden Formen der Art gehörigen Gallen: *A* Die von Biorhiza renum erzeugten vielkammerigen Gallen; *B* Die von Trigonaspis crustalis, der zweigeschlechtlichen Form erzeugten Gallen auf dem Eichenblatt; nach ADLER.

Wir sehen aber hier auch ganz klar, warum die beiden Generationen so verschieden werden mussten; einfach deshalb, weil die Wintergeneration sich anderen Lebensbedingungen anpassen musste, als die Sommergeneration, vor Allem der Ablage ihrer Eier in Pflanzengewebe von anderer Beschaffenheit. In unserem Beispiel sticht die Winterform, Biorhiza aptera die Endknospen der Eiche an und setzt in jede von ihnen eine grosse Zahl, bis zu 300 Eier ab, so dass sich daraus eine mächtige Galle entwickelt, in der eine grosse Zahl von Larven Nahrung finden und zur Puppe heranwachsen. Aus diesen etwa umgekehrt zwiebelförmigen schwammigen Gallen von Wallnussgrösse (Fig. 125 *A*) schlüpfen dann im Juli die schlanken zartgebauten Männchen und Weibchen der als Trigonaspis crustalis längst bekannten Gallwespe aus, Männchen sowohl als Weibchen geflügelt (Fig. 125 *B* und *C*) und rasch in der Luft umherschwärmend. Die Geschlechter vereinigen sich dann, und die Weibchen legen ihre Eier einzeln in die Zellschichten der Unterseite der Eichenblätter, auf welchen in Folge dessen kleine, knollige nierenförmige Gallen (Fig. 125 *B*) entstehen, die im Herbst zu Boden fallen, und aus welchen

dann mitten im Winter jene plumpen, flügellosen Weibchen ausschlüpfen, die wir als Biorhiza renum schon kennen gelernt haben.

Die eine Generation sticht also in das Parenchym der zarten Blätter und hat nur eine kurze Schicht von Pflanzengewebe zu durchbohren, die andere muss tief in die harten Winterknospen hineinbohren, um ihre Eier an den richtigen Ort zu bringen, und dementsprechend finden wir bei den beiderlei Weibchen den Legestachel verschieden in Länge, Dicke und sonstiger Beschaffenheit, und ebenso den ganzen komplizirten Apparat, durch welchen der Stachel bewegt wird. Diese Veränderungen aber hängen dann wieder zusammen mit der Gestalt des Hinterleibs, in dem der Stachelapparat liegt, und mit der Stärke und Form der Beine, die kürzer und kräftiger sein müssen, wenn in hartes Pflanzengewebe, oder in grössere Tiefe hineingebohrt werden soll. Wie zahlreiche, sekundäre Veränderungen aber eine Umgestaltung des Legebohrers nach sich ziehen muss, kann man sich am besten klar machen, wenn man den Stachelapparat der beiden Generationen einer solchen Art vergleicht.

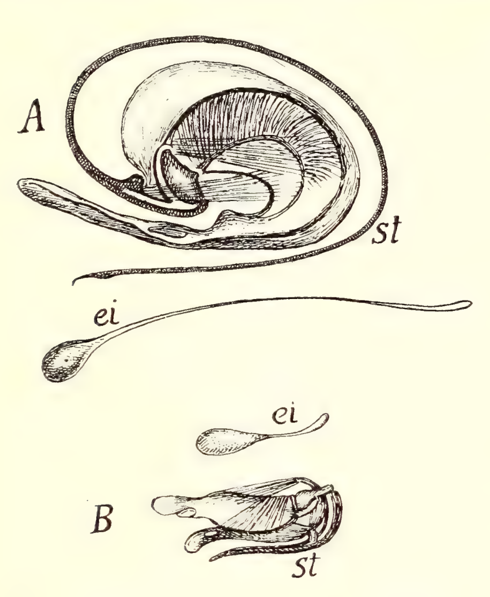


Fig. 126. Legebohrer und Ei der beiden Generationen ein und derselben Art von Gallwespe: *A* von der Winterform Neuroterus laeviusculus, *B* von der Sommergeneration Spathegaster albipes; *st* Legestachel, *ei* Ei; bei gleicher Vergrösserung gezeichnet; nach ADLER.

Fig. 126 zeigt denselben von einer anderen Gallwespe, deren Winterform, Neuroterus laeviusculus, ebenfalls die harten Winterknospen der Eiche ansticht, während die Sommerform Spathegaster albipes in die zarten jungen Blätter der Eichen ihre Eier legt. Der Stachel der Ersteren ist dünn und lang, der der Letzteren kurz und stark (Fig. 126 *A* u. *B*), und entsprechend der Tiefe des Pflanzengewebes, in welches das Ei hineingesenkt, gewissermassen hineingenäht werden muss, ist auch das Ei der Sommergeneration von dem der Wintergeneration durch einen weit kürzeren Eistiel ausgezeichnet

(Fig. 126, *ci*). So bieten also diese kleinen Wespen ein schönes Beispiel dafür, wie eine Art selbst starken Veränderungen in den Lebensbedingungen ihrer Generationen durch Umgestaltungen ihres Körpers nachfolgen kann, und wir verstehen, wie es durch Selektionsprozesse möglich wurde, dass die periodisch wechselnden Generationen des Jahres einen völlig abweichenden Bau bekamen. Das Beispiel mag uns zugleich veranschaulichen, wie mannigfaltige harmonische Zusammenpassungen solche Umwandlungen stets erfordern, wie sehr also die stete Neukombinirung der Ide des Keimplasmas durch Amphimixis nothwendig sein muss. Wir verstehen, dass zweigeschlechtliche Fortpflanzung nur in einer Generation aufgegeben wurde, und zwar in derjenigen, in welcher Parthenogenese ein bedeutender Vortheil war. Aber solche Umwandlungen müssen auch ungemein langsam erfolgt sein, weil sie eine Folge klimatischer Verschiebungen waren, und weil solche sich eben nur langsam vollziehen. Wir kommen so wieder zu dem Schluss, zu dem uns schon die rudimentären Organe des Menschen geleitet haben, dass zahlreiche Arten, die uns still zu stehen scheinen, trotzdem fortwährend an ihrer Verbesserung arbeiten. Dazu aber bedürfen sie der Amphimixis; folglich sind diejenigen Nachkommen, welche selbst amphimiktisch entstanden, und deren Vorfahren ebenfalls so entstanden sind, im Vortheil gegenüber parthenogenetisch Entstandenen, wenigstens im Allgemeinen; im speziellen Fall aber kann es sich anders stellen, sobald nämlich der Vortheil, den Parthenogenese für die Erhaltung der Art hat, den Vortheil, den sie für die Umbildungsfähigkeit der Art bringt, überwiegt.

Nach Allem was wir gerade im Falle der Gallwespen sehen, bringt nun der Ausfall von Amphimixis in jeder anderen Generation keinen Nachtheil in Bezug auf die Umbildungsfähigkeit der Art. Ob ein solcher eintreten würde, wenn die Zahl der parthenogenetischen Generationen des Lebens-Cyclus eine grössere würde, können wir nur vermuthen, da kein Fall vorliegt, der sich dafür oder dagegen mit Sicherheit verwerthen liesse. Die Heterogonie der Pflanzenläuse, der Aphiden und Verwandten liesse sich etwa dagegen anführen, indem hier in der That eine oft lange Reihe parthenogenetischer Generationen mit einer einzigen zweigeschlechtlichen abwechseln, aber der Unterschied im Bau ist hier nicht so bedeutend, wenn auch recht wohl vorhanden, und man wird ausserdem wohl annehmen können, dass die Anpassung an die Parthenogenese schon im Beginn der Heterogonie erfolgt ist, als dieselbe noch aus einem Cyclus von nur zwei

Generationen bestand, und dass dann erst sich weitere Jungfern-Generationen einschoben.

Gestützt wird diese Annahme dadurch, dass bei einigen Arten unserer einheimischen Muschelkrebschen, bei Cypris vidua und bei Candona candens umgekehrt wie bei den Wasserflöhen mehrere zweigeschlechtliche Generationen mit nur einer parthenogenetischen abwechseln. In diesem Falle aber ist wieder gar kein Unterschied des

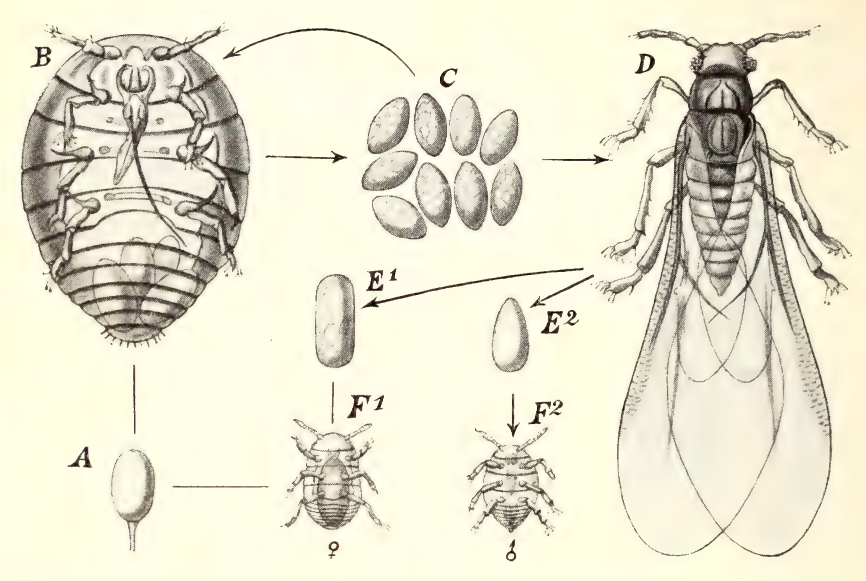


Fig. 127. Lebenskreis der Reblaus, Phylloxera vastatrix nach LEUCKART & NITSCHE und nach RITTER & RÜBSAMEN. *A* das befruchtete Ei; *B* die daraus hervorgehende ungeflügelte parthenogenetisch sich fortpflanzende Reblaus; *C* ihre Eier, aus denen zunächst, wie der obere Pfeil andeutet, wieder ebensolche ungeflügelte, parthenogenetische Weibchen (*D*); diese erzeugen weibliche und männliche Eier (E^1 und E^2), aus welchen die Geschlechtsgeneration sich entwickelt: F^1 das Weibchen, F^2 das Männchen; Ersteres legt das Ei *A*.

Baues zwischen beiden Generationen vorhanden, die parthenogenetische unterscheidet sich von der zweigeschlechtlichen nur durch das Fehlen von Männchen.

Lehrreich ist der Generationswechsel der Pflanzenläuse vor Allem dadurch, dass er mit besonderem Nachdruck darauf hinweist, wie sehr es der Natur um Beibehaltung der Amphimixis zu thun ist, und wie wenig dabei auf die Vermehrung ankommt. Vor Allem tritt uns das bei den Rindenläusen entgegen, z. B. bei dem berüchtigsten Vertreter derselben der Phylloxera vastatrix, der Reblaus.

Wie bei allen Pflanzenläusen beruht hier der Vortheil, um derentwillen die geschlechtliche Fortpflanzung aufgegeben wurde, darin, dass diesen Schmarozern an der Weinrebe ein gewissermassen unbegrenzter Nahrungsvorrath zur Verfügung steht, der während der guten Jahreszeit ausgenutzt werden kann, und welcher dadurch, dass jedes Thier weiblich ist und Eier hervorbringt, eine ungeheuere Vermehrung der Individuenzahl zur Folge hat und so den Bestand der Art sichert. Diese Insekten kommen im Frühjahr aus kleinen überwinterten und befruchteten Eiern (Fig. 127 *A*) und wachsen rasch zu flügellosen Weibchen (*B*) heran, welche, den Saft der Rebe saugend, sich durch Hervorbringung ganzer Haufen kleiner weisser Eier (*C*) vermehren, die sich ohne Befruchtung wieder zu eben solchen ungeflügelten Weibchen entwickeln. Mehrere solche Weibchen-Generationen folgen aufeinander, dann aber, gewöhnlich vom August an, treten auch anders gestaltete, geflügelte Weibchen (*D*) auf, die von Stock zu Stock fliegend die Verbreitung der Art bewirken. Aber auch diese legen noch parthenogenetische Eier (*E* 1 u. *E* 2), und erst aus diesen letzten Eiern kommt im Spätherbst die einzige zweigeschlechtliche Generation, Männchen und Weibchen (*F* 1 u. *F* 2), beide winzig klein, flügellos und ohne Stechrüssel, also ohne die Möglichkeit sich zu ernähren. Sie begatten sich, und das Weibchen legt ein einziges Ei (*A*) unter die abblätternde Rinde des Rebstocks, das überwintert, und aus welchem erst im nächsten April oder Mai wieder ein parthenogenetisches Weibchen ausschlüpft.

Deutlicher als hier kann uns nicht gesagt werden, dass die Bedeutung der Amphimixis eine andere ist als die der Fortpflanzung und Vermehrung, denn hier wird die Zahl der Individuen durch sie nicht nur nicht vermehrt, sondern sogar erheblich vermindert, nämlich auf die Hälfte herabgesetzt. Kein anderer Vortheil für die Art wird durch ihre Beibehaltung hier erreicht, als der der Vermischung je zweier Keimplasmen.

Ähnliches kommt übrigens auch bei den Pflanzen mit Generationswechsel vor, so bei den Farnen, deren Geschlechtsgeneration, das sog. Prothallium oder der »Vorkeim« auch meistens Nichts zur Vermehrung der Pflanze beiträgt, da nur eine einzige Eizelle von ihm zur Entwicklung gebracht wird, und auch bei den Moosen ist es ähnlich. In beiden Fällen liegt die Vermehrung lediglich in der asexuellen Generation, welche in der Gestalt der sog. »Moosfrucht« oder des eigentlichen Farnkrautes eine Unzahl von Sporen hervorbringt, abgesehen von der Vermehrung durch Ausläufer.

Fassen wir zusammen, so haben wir gesehen, dass bei zwittrigen Thieren Selbstbefruchtung zwar vorkommt, wo sonst ein Aussterben der Art eintreten müsste, dass dies aber, soweit wir wissen, niemals die einzige und ausschliessliche Art der Befruchtung[1] bleibt, dass vielmehr zwittrigen Arten auf verschiedene Weise immer doch die Möglichkeit einer Vermischung der Individuen gewährleistet wird, sei es durch Einschaltung »primordialer« Männchen, sei es durch zufälligen oder periodischen Wechsel von Selbst- und Wechselbefruchtung. Reine, durch viele ungezählte Generationen fortdauernde Parthenogenese scheint zwar vorzukommen, aber in den meisten Fällen wechseln eingeschlechtliche Generationen mit zweigeschlechtlichen, so dass also auch hier eine Erstarrung des Keimplasmas zu völliger Einförmigkeit der Ide vermieden wird.

Es bleibt uns jetzt noch übrig, einen Blick auch auf die höheren Pflanzen zu werfen in Bezug auf die Wahrung der Mannichfaltigkeit ihres Keimplasmas durch Kreuzung.

Aus einer früheren Vorlesung wissen Sie bereits, dass die meisten Blumen Zwitterblüthen sind, dass sie aber trotzdem nicht sich selbst befruchten, sondern auf Kreuzung eingerichtet sind, indem der Pollen der einen Blume durch Insekten auf die Narbe einer anderen Blume übertragen wird, während der eigene Pollen nicht auf sie gelangen kann, sei es, dass er zu früh oder zu spät reift, sei es, dass er trotz unmittelbarer Nähe der Narbe doch so gestellt ist, dass er nicht auf sie gelangen kann. Ich zeigte Ihnen, nach den grundlegenden Forschungen SPRENGEL's, CH. DARWIN's, HERMANN MÜLLER's und anderer Nachfolger des Letzteren, dass die Blumen geradezu Produkte des Insektenbesuchs zu nennen sind, indem alle Nebeneinrichtungen an ihnen, grosse farbige Blüthenhüllen, Duft, Nektar, ja sogar kleine Einzelheiten der Färbung und Zeichnung (Saftmale), sowie ihre Gestaltung im Einzelnen, wie Anflugflächen, Kronenröhren u. s. w. nur dadurch in ihrer Existenz verständlich werden, dass wir sie auf Naturzüchtung beziehen. Wir nehmen an, jede dieser Einrichtungen habe der betreffenden Pflanzenart einen Vortheil gesichert und sei dadurch in ihren ersten Anfängen als leichte Keimesvariation acceptirt und nun durch Zusammenwirken von Germinal- und Personalselektion allmälig zu ihrer vollen Ausprägung emporgeleitet worden. So werden

[1] Die durch MAUPAS bekannt gewordenen Fälle von dauernder und scheinbar ausschliesslicher Selbstbefruchtung bei zwittrigen Rhabditiden (Rundwürmern) sind doch wohl noch viel zu wenig durchforscht, um sie in theoretischem Sinn verwerthen zu können. Vergl. Arch. Zool. expér. 3. sér. Tom. 8, 1900.

wir wenigstens jetzt, nachdem wir den Faktor der Germinalselektion kennen gelernt haben, uns ausdrücken. Der Vortheil, den jede solche Verbesserung in den Anlockungsmitteln der Blume haben musste, liegt ja auf der Hand, sobald es feststeht, dass Kreuzbefruchtung vortheilhafter für die Art ist, als Selbstbefruchtung.

Wir haben auch darüber bereits gesprochen; wir sahen, dass Versuche, welche CH. DARWIN anstellte, eine Überlegenheit der durch Kreuzbefruchtung entstandenen Sämlinge über die durch Selbstbefruchtung entstandenen ergaben, ja dass die Mutterpflanzen selbst in vielen Fällen erheblich weniger Samen gaben bei Selbst- als bei Kreuzbefruchtung. Damit war die Erklärung gefunden für die schon von SPRENGEL beobachtete Kreuzung der Blumen durch Insekten; wir verstehen, wieso die Blumen durch Selektionsprozesse so eingerichtet werden mussten, dass sie sich selbst nicht befruchten können, dagegen Insekten anlockten und dieselben gewissermassen in die Nothlage versetzten, sie mit fremdem Pollen zu bestäuben. Wir verstehen auch weiter, wie in vielen Blumen dennoch auch Selbstbefruchtung möglich wird, für den Fall, dass die Kreuzung durch Insekten einmal ausbleibt, indem hier nach gewisser Zeit des Harrens eine Beugung der Staubgefässe oder des Griffels eintritt, die eine nachträgliche Bestäubung der Narbe mit eigenem Pollen herbeiführt; Bildung weniger Samen ist eben immer noch besser, als gänzliche Unfruchtbarkeit. Auch die Bildung besonderer unscheinbarer und geschlossener, ausschliesslich auf Selbstbefruchtung berechneter Blüthen neben den offenen, wie sie als kleistogame Blüthen beim Veilchen (Viola) und dem kleinen Bienensaug (Lamium amplexicaule) schon lange bekannt sind, lassen sich in ihrer phyletischen Entstehung begreifen, sobald es feststeht, dass Kreuzbefruchtung vortheilhafter ist als Selbstbefruchtung.

Dieser Fundamentalsatz der ganzen Blumenlehre ist aber — so scheint es heute — ins Schwanken gekommen. Nicht blos zeigen die zuletzt genannten kleistogamen Blüthen eine grosse Fruchtbarkeit, jedenfalls keine geringere als die auf Kreuzung berechneten offenen Blumen derselben Arten, sondern es gibt auch eine kleine Anzahl von Pflanzen, welche nur durch Selbstbefruchtung Samen hervorbringen. So ist bei Myrmecodia jede Kreuzung absolut verhindert dadurch, dass die Blumen sich nie öffnen, auch die Ophrys apifera pflanzt sich nach CH. DARWIN nur durch Selbstbefruchtung fort und ist dennoch eine durchaus lebenskräftige Pflanze. Solcher Beispiele gibt es noch mehrere und auch gerade unter den Orchideen, deren ganzer Blumenbau doch so vollständig auf Insektenkreuzung

berechnet ist. Viele von ihnen werden nur selten, und manche gar nicht mehr von Insekten besucht, wir wissen nicht warum, und so ist es begreiflich, dass sie, wenn möglich sich auf Selbstbefruchtung eingerichtet haben. Dazu gehörte keine grosse Veränderung, es genügte, dass die Pollinien, die sonst nur auf eine Berührung, einen Stoss des Insektes hin von ihrem Postament sich lösten, dieses nun auch von selbst thaten. Und so geschieht es nach CH. DARWIN z. B. bei Ophrys scolopax, welche sich bei Cannes häufig selbst befruchtet. Doch zur Samenbildung gehört nicht blos, dass Pollen auf die Narbe gelange, sondern auch, dass dieser seine Schläuche treibe und die Eikammer erreiche, und dies gerade erfolgt bei vielen Orchideen nicht, sie sind unfruchtbar mit dem eigenen Pollen. Auch verschiedene andere Pflanzen werden von dem eigenen Pollen nicht befruchtet, z. B. der gemeine Lerchensporn, Corydalis cava, und das Wiesen-Schaumkraut, Cardamine pratensis (HILDEBRAND).

Wie sollen wir nun diese sich scheinbar völlig widersprechenden Thatsachen zusammenreimen? Einerseits lassen die zahllosen Einrichtungen für Kreuzung schliessen, dass Kreuzung nothwendig oder doch vortheilhaft ist, andererseits finden wir eine kleine Anzahl von Pflanzen, die sich fortgesetzt durch Selbstbefruchtung fortpflanzen und dabei stark und kräftig bleiben. Und wiederum gibt es eine Menge von Pflanzen, welche mit dem eigenen Pollen Samen geben, und eine Anzahl anderer, welche völlig steril sind für den eigenen Pollen, gar keine oder wenige Samen mit ihm geben, ja eine sogar, für die der eigene Pollen wie ein Gift wirkt, wenn er auf die Narbe gelangt, indem die Blume dann abstirbt. Wenn in der Selbstbefruchtung etwas Schädliches liegt (DARWIN), so begreifen wir wohl, dass sie vermieden wird, aber wie kann sie in so manchen Fällen dann doch wieder ohne jeden sichtbaren Schaden anhaltend, und ausschliesslich stattfinden?

Mir scheint, dass in diesen der Beobachtung entnommenen Thatsachen die Resultate zweier ganz verschiedenartiger Vorgänge miteinander vermengt sind, und dass Klarheit nur zu gewinnen ist, wenn man sie gesondert untersucht; ich meine die Vorgänge der Befruchtungs-Mechanik und diejenigen der Mischung der Keimplasmen.

Selbstbefruchtung soll in zahlreichen Fällen weniger Samen und schwächere Sämlinge liefern. Nehmen wir einstweilen einmal diesen Satz als Grundlage unserer Betrachtung, so scheint es mir, entgegen den bisher geäusserten Ansichten, nicht denkbar, dass beide Wirkungen auf denselben Ursachen beruhen, denn die geringere Zahl

von Samen kann unmöglich von der Mischung der beiden elterlichen Keimplasmen abhängen, also nicht von dem Vorgang der Amphimixis selbst, da die Wirkung der Mischung erst beim Aufbau des kindlichen Organismus in Betracht kommt. Nun ist ja allerdings der Pflanzensamen schon der Embryo der kindlichen Pflanze, aber man wird es wohl wenig wahrscheinlich finden, dass dessen Bildung durch allzu nahe Verwandtschaft der beiden Keimzellen gänzlich verhindert werden sollte, und so wird auch die Zahl der sich bildenden Samen nicht von der Qualität der im Furchungskern zusammenwirkenden Ide abhängen, sondern vermuthlich davon, wie viele der im Fruchtknoten der Befruchtung harrenden Eizellen nun auch wirklich von einem Pollenschlauch und dann von einem väterlichen Geschlechtskern erreicht werden; dieses aber wird von den treibenden und anziehenden Kräften einerseits des Pollenkorns, andererseits der Narbe und des »Embryosacks« der Blüthe abhängen. Mit anderen Worten: die Fruchtbarkeit einer Blume mit eigenem Pollen wird davon abhängen, ob und in welchem Grade beide Produkte der Blume auf gegenseitiges Zusammenwirken eingerichtet sind, oder nicht. Es handelt sich hierbei nicht um primäre Reaktionen der Keimplasmen, die so sind, wie sie einmal sind und nicht geändert werden können, sondern um sekundäre Einrichtungen, die so oder auch anders sein können, um Anpassungen.

Durch welche Einrichtungen der Pollen einer Blume für sie selbst unwirksam gemacht werden konnte, ist eine Frage, deren Beantwortung ich den Botanikern überlassen muss, jedenfalls ist es möglich gewesen, und dass es auf Anpassung beruht, sehen wir deutlich an den zahlreichen Abstufungen, welche da vorkommen, von der Giftigkeit des eigenen Pollens, durch blosse Sterilität und schwächere Fruchtbarkeit bis zu stärkerer, und schliesslich voller Fruchtbarkeit hin. Möglich, dass chemische Stoffe, Absonderungen der Narbe oder des Pollenkorns, oder der sog. Synergiden-Zellen dabei in Betracht kommen, oder dass die Grösse und damit die Triebkraft der Pollenzelle bei Selbststerilität in umgekehrtem Verhältniss zu der Länge des Fruchtknotens steht, wie Ähnliches für die Heterostylie von STRASBURGER nachgewiesen ist, jedenfalls war es der Natur möglich, durch kleine Variationen in den Eigenschaften der männlichen und weiblichen Theile der Blüthe die Sicherheit in dem Zusammentreffen der beiderlei Keimzellen herabzusetzen bis zur gänzlichen Ausschliessung einer Verbindung derselben.

Sollte nun also Selbstbefruchtung, weil in ihren späteren Folgen nachtheilig, verhütet oder doch erschwert werden, so mussten alle nach dieser Richtung zielende Variationen erhalten und gesteigert werden. In vielen Fällen genügten dazu schon Abänderungen im Bau der Blume; wenn aber, wie z. B. bei Corydalis cava der Blüthenstaub nicht wohl verhindert werden konnte, von selbst auf die Narbe zu fallen, so wurde der Pollen für die eigene Blume steril gemacht durch einen Züchtungsprozess, in welchem durchschnittlich diejenigen Pflanzen Sieger blieben, welche die meisten kreuzbefruchteten Samen hervorbrachten, und das waren in diesem Falle diejenigen, deren Pollen am schwächsten auf den Reiz der eigenen Narbe reagirte.

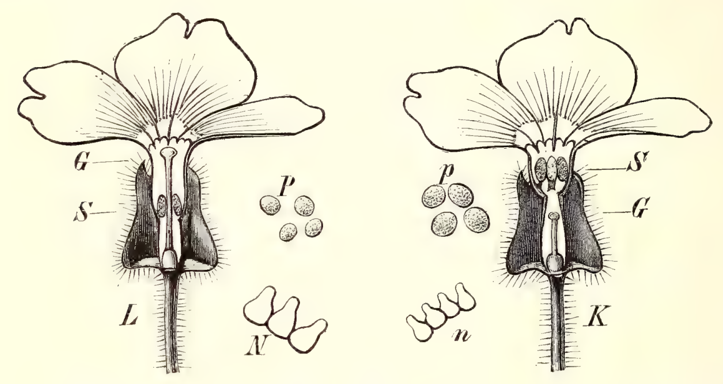


Fig. 128. Heterostylie nach NOLL. Primula sinensis. Zwei heterostyle Blüthen von verschiedenen Stöcken. *L* langgriffige, *K* kurzgriffige Form; *G* Griffel, *S* Staubbeutel, *P* Pollenkörner, *N* Narbenpapillen der langgriffligen, *p* und *n* Pollenkörner und Narbenpapillen der kurzgriffligen Form; *P*, *N*, *p*, *n* bei 110facher Vergrösserung.

Dass wirklich die Selbststerilität in allen ihren Graden keine primäre Eigenschaft der Art ist, sondern eine Anpassung an die Vortheile der Kreuzbefruchtung, geht — falls es noch zweifelhaft erscheinen könnte — vor Allem aus der Heterostylie hervor, ich meine aus dem durch CH. DARWIN entdeckten Di- und Trimorphismus einiger Blumen, der sich darin äussert, dass die sonst ganz ähnlichen Blumen, z. B. von Primula, bei einem Theil der Individuen einen langen Griffel aufweisen, bei einem anderen Theil einen kurzen (Fig. 128). Zugleich verhalten sich aber auch die Staubgefässe anders, indem sie bei der kurzgriffligen Form oben sitzen, bei der langgriffligen viel weiter unten. Versuche haben nun ergeben, dass die Bestäubung der Narbe dann den besten Erfolg hat, wenn Pollen von der kurzgriffligen Form auf die Narbe der langgriffligen Form

gelangt, oder Pollen der langgriffligen auf die Narbe der kurzgriffligen; es liegt also hier eine Kreuzungseinrichtung vor, eine Anpassung an die Vortheile der Kreuzbefruchtung, und in diesem Falle können wir auch den Grund einsehen, aus welchem der Pollen auf den beiderlei Griffeln ungleich wirkt: die Pollenkörner der kleingriffligen Form sind nämlich grösser, als die der langgriffligen Blumen, und da die Länge des zu treibenden Pollenschlauchs von der Masse des im Pollenkorn enthaltenen Protoplasmas abhängen wird, so folgt, dass die kleineren Pollenkörner auf der langgriffligen Narbe einen zu kurzen Schlauch treiben, der den Embryosack nicht erreicht. Ausserdem sind auch die Narbenpapillen verschieden, wodurch vermuthlich dem Eindringen des Pollenkorns der gleichnamigen Form ein Hinderniss entgegengestellt wird. Der Selektionsprozess, durch welchen solche Einrichtungen entstehen, wie sie z. B. bei Primula sich finden, lässt sich leicht ausdenken, sobald man annehmen darf, dass Kreuzbefruchtung für die Nachkommen, d. h. für die Erhaltung der Art vortheilhafter war, als Selbstbefruchtung.

Wir sahen früher, dass unausgesetzte Selbstbefruchtung bei den Thieren nicht bekannt ist, dass sie aber bei den Pflanzen nicht einmal so selten vorkommt, und dies bestätigt vor Allem den früher schon gezogenen Schluss, dass der Grund, aus welchem Amphimixis in die lebende Natur eingeführt ist, nicht in der Nothwendigkeit einer Lebens-Erneuerung, einer »Verjüngung« gesucht werden darf, er kann nicht eine Nothwendigkeit sein, sondern nur ein Vortheil, auf welchen unter Umständen auch verzichtet werden kann.

Nun ist ja allerdings fortgesetzte Inzucht in ihrer extremsten Form, der Selbstbefruchtung, noch kein völliges Aufgeben jeder Amphimixis, aber gerade die Anhänger der Verjüngungslehre haben von jeher die ungünstigen Erfolge reiner Inzucht als eine Bestätigung ihrer Annahme betrachtet, nach welcher Amphimixis zur Fortdauer des Lebens der Arten unerlässlich ist, und deshalb ist es von Werth, wenn nachgewiesen werden kann, dass auch fortgesetzte Selbstbefruchtung bei Pflanzen wenigstens ohne Schaden für die Art andauern kann.

Wie aber lässt sich von unserem Standpunkt aus diese Thatsache verstehen? wie kommt es, dass Kreuzung mit so vielen Mitteln eifrig angestrebt, und dann doch wieder gar manchmal aufgegeben, und stete Selbstbefruchtung zugelassen wird?

Darauf kann zunächst geantwortet werden, dass es — soweit wir

sehen — nicht innere Gründe sind, welche stete Selbstbefruchtung herbeiführen, also nicht etwa ein Zustand des Keimplasmas, der es unvortheilhaft oder überflüssig machte, dass die Mannichfaltigkeit der Id-Combinationen erhalten bliebe, sondern äussere Einflüsse, welche die Pflanze vor die Wahl stellen, entweder keine Samen hervorzubringen, oder solche durch Selbstbefruchtung. Nach dieser Richtung sind die Erfahrungen DARWIN's an Orchideen bemerkenswerth.

Es gibt in dieser vielgestaltigen Pflanzenfamilie zahlreiche Arten, deren Blumen unfruchtbar mit eigenem Pollen sind, obwohl derselbe unter natürlichen Verhältnissen nicht auf die Narbe gelangt, sie also durch Selbststerilität nicht vor Selbstbefruchtung geschützt zu sein brauchten — soviel wir sehen. Diese Blumen sind also auf Kreuzung durch Insekten gewissermassen doppelt eingerichtet. Nun kommt es aber bei manchen von ihnen, wie bei vielen anderen der heutigen Orchideen vor, dass der Insektenbesuch nur selten, bei einigen, dass er gar nicht mehr eintritt, und dann können solche Arten nur noch ausnahmsweise Samen hervorbringen.

So steht es mit den meisten Epidendren von Südamerika, auch mit Coryanthes triloba von Neuseeland, von welcher 200 Blumen nur fünf Samenkapseln lieferten, ferner mit unserer Ophrys muscifera und aranifera, von welch' Letzterer 3000 in Ligurien gesammelte Blumen nur eine Samenkapsel ergaben. Man sollte erwarten, dass dabei die betreffenden Arten sehr selten werden müssten, das ist aber deshalb nicht immer der Fall, weil jede dieser Kapseln eine grosse Zahl von Samen enthält, mehrere bis viele Tausende. Sobald aber der Insektenbesuch ganz aufhört, muss die Art auf dem betreffenden Wohnbezirk aussterben, es sei denn, dass sie sich zur Selbstfruchtbarkeit und zur Selbstbestäubung umwandeln kann. Es gibt nun eine ganze Reihe von Arten, bei welchen die Narbe der Blume empfänglich ist für den eigenen Pollen, und bei manchen von diesen ist auch die Anpassung an die Selbstbefruchtung wirklich eingetreten, indem die Pollinien sich zur Zeit ihrer Reife aus ihrer Kammer loslösen und auf die Narbe fallen. So erwähnte ich schon die Ophrys apifera, welche nach CH. DARWIN nicht mehr von Insekten besucht wird, obwohl ihre Blumen noch vollständig den zur Insektenbefruchtung erforderlichen Bau besitzen. Diese Art hat sich vor dem Aussterben durch die regelmässig bei ihr eintretende Selbstbefruchtung gerettet.

Nach zweierlei Richtungen hin scheint mir dies bemerkenswerth. Erstens zeigt es uns, dass reine Selbstbefruchtung nicht nothwendig eine Schwächung der Art zur Folge haben muss, und dann führt

sie uns einen der Fälle vor, in welchem eine Art sich nur in einem kleinen Charakter umgewandelt hat, während alles Übrige an ihr unverändert geblieben ist. Hier brauchte lediglich das Pollinium in seiner Befestigungs- und Reifungsweise etwas verändert zu werden, um die Umwandlung der Blume zur Selbstbefruchtung zu bewirken, und es hat sich thatsächlich allein verändert. Der Fall gehört zwar nicht in unsere augenblickliche Untersuchung, aber derartige Fälle sind so selten klar nachweisbar und zugleich von so grosser beweisender Kraft für die Lehre von den Determinanten, dass ich nicht versäumen wollte, Sie darauf aufmerksam zu machen. Das Keimplasma dieser Ophrys muss sich gegen früher geändert haben, sonst wäre die Lösung der Pollinien keine erbliche und regelmässige geworden, es kann sich aber nur insoweit geändert haben, dass lediglich der Bau dieses einen kleinen Theils der Blume von der Änderung betroffen wurde; es muss also im Keimplasma nur Etwas verändert worden sein, das ohne Einfluss auf alle anderen Theile der Blume war, d. h. lediglich die Determinante des Polliniums.

Kehren wir nach dieser kleinen Abschweifung zu unserem eigentlichen Gedankengang zurück, so fragt es sich, wie wir uns die Thatsache fortgesetzter Selbstbefruchtung ohne jede sichtbare Schädigung der Art verständlich machen können. Wenn Kreuzbefruchtung ein wesentlicher Vortheil für die Erhaltung der Arten ist, wie kann sie ohne Schaden auch in ihr Gegentheil umgewandelt werden? und ein Schaden ist bei Ophrys apifera nicht ersichtlich; sie ist zwar nicht so häufig, wie Ophrys muscifera oder andere verwandte Arten, aber daraus folgt gewiss noch nicht, dass sie eine aussterbende Art ist; jedenfalls lässt sie weder an Kraft des Wachsthums noch an Fruchtbarkeit eine Abnahme bemerken.

Stellen wir uns auf den Boden der Theorie und fragen, wie muss bei steter Inzucht die Zusammensetzung des Keimplasmas verändert werden, so haben wir früher darauf schon die Antwort gefunden, dass durch die Reduktion der Id-Zahl bei jeder Keimzellen-Reifung allmälig die Mannichfaltigkeit des Keimplasmas herabgesetzt werden, dass die Zahl differenter Ide dadurch vermindert werden muss, möglicherweise bis zur Identität sämmtlicher Ide.

Die Folge einer solchen extremen Monotonisirung des Keimplasmas müsste nach unserer Theorie nicht Unfähigkeit zum Weiterleben der Art sein, wie sie es nach der Verjüngungstheorie sein müsste, wohl aber Unfähigkeit der Art zu neuen vielseitigen

Anpassungen. Einseitige Anpassungen, wie z. B. die Veränderung in der Befestigung und Ablösungsweise der Pollinien einer Orchidee wären auch dann noch möglich. Eine Art also, die bereits seit lange vollständig angepasst ist, wird ohne Schaden für ihr Weiterleben zur reinen Inzucht übergehen können, falls sie dazu durch die Umstände gezwungen wird, Arten dagegen, welche noch mitten in bedeutenden und vielseitigen Umgestaltungen begriffen sind, müssen durch sie der Entartung ausgesetzt werden in ähnlicher Weise, wie es bei künstlichen Versuchen mit domestizirten Thieren geschieht, deren geheime Schwächen sich durch Inzucht vervielfachen.

Man könnte geneigt sein, die Wirkungen der Inzucht denen der Parthenogenese gleich zu setzen; ähnlich sind sie gewiss, indem bei beiden Fortpflanzungsweisen ein gewisser Grad von Monotonisirung des Keimplasmas eintreten wird. Ein Unterschied aber scheint mir doch stattzufinden, und wohl nicht ohne Bedeutung zu sein. Bei Parthenogenese findet überhaupt keine Amphimixis mehr statt, aber auch keine Reduktion auf die halbe Id-Zahl; es bleiben also die bei Beginn der Parthenogenese vorhanden gewesenen Ide sämmtlich erhalten; sie werden nur nicht mehr mit fremden Iden gemischt. Bei Inzucht findet sowohl Amphimixis als Reduktion statt, Erstere aber führt sehr bald keine wirklich fremden Ide mehr in das Keimplasma ein, sondern vielmehr immer wieder dieselben, die schon darin enthalten sind, so dass eine rasch zunehmende Einförmigkeit des Keimplasmas die Folge sein wird. Dazu kommt aber noch die Möglichkeit, dass unter den wenigen Iden, welche jetzt in vielfacher Wiederholung das Keimplasma bilden, auch solche sich befinden mit ungünstigen Variationsrichtungen einzelner oder vieler Determinanten, und dann wird das eintreten, was bei den Inzucht-Versuchen mit domestizirten Thieren meist eintritt: Entartung der Nachkommen. Bei Parthenogenese verhält es sich anders; hier werden ungünstige Variationsrichtungen, sobald sie Selektionswerth erreichen, gewissermassen mit Stumpf und Stiel ausgerottet, indem mit ihren Trägern zugleich die ganze Descendenzlinie getilgt wird, ohne dass dieselbe auf die anderen neben ihr herlaufenden Stammbäume irgend einen Einfluss ausüben könnte. Eine rein parthenogenetische Art wird deshalb solange nicht entarten können, als noch Individuen von normaler Konstitution vorhanden sind, denn diese pflanzen sich völlig rein fort. Treten aber in späteren Generationen bei einzelnen ihrer Nachkommen durch Germinalselektion ungünstige Variationsrichtungen im Keimplasma auf,

so wiederholt sich stets wieder der Prozess der Personalauslese an diesen oder ihren Nachkommen, und es ist denkbar und wahrscheinlich, dass bei völlig angepassten Arten Parthenogenese sehr lange fortdauern kann, ohne dass die Artkonstitution darunter leidet.

Ähnlich steht es bei der rein asexuellen Fortpflanzung, zu deren Untersuchung wir jetzt übergehen.

Ich sehe von den einfachsten Organismen (Moneren) ohne Amphimixis jetzt ganz ab, da wir von ihnen früher schon gesprochen haben. Bei niederen Thieren ist Fortpflanzung durch Knospung oder Theilung zwar häufig, aber sie kommt nur alternirend mit geschlechtlicher Fortpflanzung vor; bei den höheren Thieren, bei Gliederthieren, Mollusken und Wirbelthieren fehlt sie ganz. Bei Pflanzen spielt sie eine ungleich grössere Rolle, und die sog. »vegetative«, d. h. die reine, nicht mit Amphimixis verquickte Fortpflanzung findet sich bei allen Gruppen des Pflanzenreichs, besonders als Knospung und Sporenbildung, als Vermehrung durch Ausläufer, Rhizome und Knollen, durch Brutzwiebeln und Brutknospen u. s. w. In den meisten Fällen aber besteht neben dieser reinen Vermehrung auch noch die mit Amphimixis verbundene, sog. geschlechtliche, und vielfach so, dass geschlechtliche und ungeschlechtliche Generationen miteinander abwechseln, so dass also, wie häufig auch bei niederen Thieren, besonders Polypen, Quallen und Würmern ein »Generationswechsel« entsteht.

Aber es kommt bei Pflanzen auch vor, dass die geschlechtliche Fortpflanzung ausfällt, und dass eine Art sich nur noch auf asexuellem Weg vermehrt, und dies ist der Fall, den wir hier genauer ins Auge fassen müssen.

Suchen wir uns zunächst klar darüber zu werden, wie sich die Zusammensetzung des Keimplasmas bei einer rein asexuellen Vermehrung gestalten muss, und welche Schlüsse sich daraus ergeben, und vergleichen wir diese dann mit den bis jetzt bekannten Beobachtungen, so ist es klar, dass in den durch Knospung entstandenen Individuen das volle Keimplasma der Art enthalten sein muss; die Zahl der Ide wird nicht nur in der Knospe dieselbe bleiben, die sie vorher in der Mutterpflanze war, sondern auch die Zahl der differenten Ide wird nicht vermindert werden. Es verhält sich also hier ebenso wie bei reiner Parthenogenese, wo durch das Ausbleiben der zweiten Reifungstheilung des Eies auch sämmtliche Ide dem Keimplasma erhalten bleiben. CH. DARWIN hielt die rein ungeschlechtliche Vermehrung für »closeley analogous to long-continued

self-fertilisation«, doch muss — wie wir sahen — der Theorie nach eine nicht unbedeutende Verschiedenheit zwischen beiden Vorgängen darin liegen, dass bei reiner Selbstbefruchtung die Zahl differenter Ide stetig abnimmt, während bei rein asexueller Fortpflanzung das Keimplasma an Mannichfaltigkeit seiner Ide Nichts einbüsst. Wenn also auch das Keimplasma bei rein asexueller Vermehrung nicht mehr neue Ide zugeführt erhält durch Amphimixis, so verliert es doch auch keine von denen, die es einmal besass, und wenn wir es auch nicht geeignet halten können, vielseitige neue Anpassungen einzugehen, so dürfen wir doch erwarten, dass es noch mehr als bei reiner Selbstbefruchtung im Stande sein wird, die Art lange Zeit unverändert fortzupflanzen, um so eher, als ja etwa auftretende ungünstige Variationsrichtungen sobald sie Selektionswerth erreichen, ausgemerzt werden, und zwar ganz wie bei Parthenogenese: ohne sich anderen Stammbäumen beizumischen.

Dementsprechend finden wir z. B. rein asexuelle Fortpflanzung bei den Algen der Gattung Laminaria, von welchen angegeben wird, dass sie sich nur durch asexuelle Schwärmsporen vermehre. Es gibt eine ganze Anzahl von Arten dieses mächtigen Tangs, und wenn es feststehen sollte, dass wirklich bei diesen allen die Schwärmzellen nicht kopuliren, so würde dies ein Fall sein, der bewiese, dass die Arten einer Gattung mindestens lange dauernden scharfbegrenzten Bestand haben können, nachdem Amphimixis in Wegfall gekommen ist. Ein Beweis aber für die Möglichkeit der Art-Bildung würde darin nicht liegen, denn dass die Stammformen der Laminarien Amphigonie besessen haben, wird anzunehmen sein, da ihre nächsten Verwandten sie besitzen. Es ist nicht zu beweisen, aber es steht der Annahme wohl auch Nichts im Wege, dass diese Tange schon lange unter gleichbleibenden Lebensbedingungen stehen, und diesen somit bis zu grösster Constanz angepasst sind.

Ähnlich verhält es sich bei den Meeresalgen der Gattung Caulerpa, deren nächste Verwandten sich geschlechtlich vermehren, von denen selbst aber nur Vermehrung durch asexuelle Sporen bekannt ist.

Bei den Flechten, die wir früher schon als eine Lebensgemeinschaft von Pilzen und Algen kennen lernten, scheint Amphimixis überhaupt nicht vorzukommen; die einzellige Alge pflanzt sich durch Zelltheilung fort, der Pilz durch Erzeugung grosser Mengen von Schwärmsporen, die sich nicht miteinander konjugiren. Bei der Alge könnte man vielleicht ihren einfachen Bau als Grund geltend machen,

weshalb ein stetes Um-Combiniren ihrer wenigen Charaktere behufs möglichst günstiger Zusammensetzung ihres Idioplasmas entbehrlich erscheine; man könnte dafür anführen, dass selbst der Lebensverband mit dem Pilz keine sichtbare Abänderung an der Alge erfordert hat, wie man daraus schliessen muss, dass diese Alge auch selbstständig frei leben, und dass dieselbe Algenart sich mit mehreren verschiedenen Pilzen zu verschiedenen Flechtenarten zu verbinden im Stande ist, wie denn auch derselbe Pilz sich mit zwei verschiedenen Flechtenarten verbinden kann. Fast möchte man glauben, dass es sich hier nur um eine direkte Aufeinanderwirkung

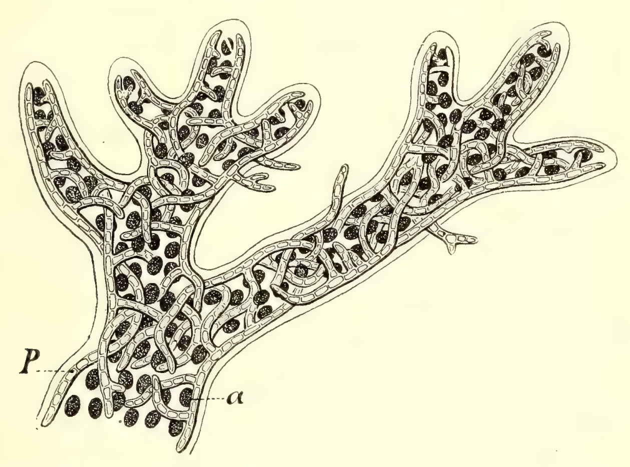


Fig. 38 (wiederholt). Stückchen einer Flechte, Ephebe Kerneri, 450mal vergrössert. *a* die grünen Algenzellen, *P* die Pilzfäden; nach KERNER.

von Alge und Pilz handle, in dem Sinn, dass dabei eine Anpassung an die neuen Lebensbedingungen gar nicht in Betracht käme, und doch kann daran bei Arten, die unter so bestimmten und verschiedenen Bedingungen leben, im Ernste nicht gedacht werden. Dass auch der Flechtenpilz sich nur asexuell fortpflanzt — entgegen älteren Angaben — scheint festzustehen, und dem gegenüber bleibt, soweit ich sehe, Nichts übrig, als die Annahme, dass die Flechten die geschlechtliche Fortpflanzung zwar früher besessen, sie aber heute (ob alle, ist vielleicht noch nicht entschieden) verloren haben.

Ähnliches muss man für die Basidiomyceten unter den Pilzen annehmen, und für die meisten der Ascomyceten, bei welcher Pilzgruppe ebenfalls geschlechtliche Fortpflanzung »mit Sicherheit nur bei einigen Gattungen« nachgewiesen ist. Dass es sich auch hier um

eine Verkümmerung der Amphigonie bis zu vollständigem Ausfall derselben handelt, wird durch die beiden anderen Gruppen von Pilzen, die Zygomyceten und Oomyceten wahrscheinlich, da bei diesen »eine Reduktion der Sexualität bis zu vollständigem Schwinden« noch heute nachzuweisen ist. Ob nun aber angenommen werden darf, dass die asexuell gewordenen Pilze heute neue Anpassungen nicht mehr eingehen können, oder ob etwa, und wie, in ihrer schmarozenden Lebensweise ein Ersatz für die mangelnde Neumischung ihres Keimplasmas gelegen sein könnte, wie der Botaniker MÖBIUS meint, bin ich ausser Stande zu beurtheilen. Offenbar sind auf dem Gebiet der Pilze die Thatsachen in Bezug auf Amphimixis noch nicht vollständig erkannt, und die neuesten Forschungen lassen ahnen, dass wahrscheinlich nicht ein Fehlen, sondern nur eine Verschleierung der sexuellen Vermischung hier vorliegt. DANGEARD, HAROLD WAGER und Andere haben bei den höheren Pilzen der Sporenbildung eine Kernverschmelzung vorhergehen sehen, die wohl als Amphimixis aufzufassen sein wird, wenn auch die kopulirenden Kerne Zellen derselben Pflanze angehören, ja oft sogar derselben Zelle. Wenn es sich aber auch hier um eine Thatsachengruppe handelt, deren Einordnung in unsere Theorie heute noch nicht mit Sicherheit möglich ist, so widerspricht sie ihr doch auch nicht geradezu, selbst nicht in dem Falle, dass Amphimixis wirklich fehlen sollte bei den höheren Pilzen, wie es bei der unverfälschten Verjüngungstheorie der Fall sein würde, denn wenn Amphimixis wirklich die Bedingung der Fortdauer des Lebens wäre, so könnte — wie eben schon gesagt wurde — keine Art auf ungezählte Generationen hinaus ohne sie bestehen.

Dasselbe Argument gilt auch für die höheren Pflanzen, bei welchen unter dem Einfluss der Cultur die Fortpflanzung eine rein asexuelle geworden. Ich denke dabei an manche wohlausgeprägte Varietäten unserer Culturgewächse, die ausschliesslich, oder doch fast ausschliesslich durch Knollen und Stecklinge vermehrt werden, wie das z. B. bei der Kartoffel, der Mandioka, dem Zuckerrohr, der Arrowroot-Pflanze (Maranta arundinacea) und Anderen der Fall ist. Mit unserer Auffassung von der Bedeutung der Amphimixis dagegen vertragen sich diese Thatsachen sehr gut, wenn man auch mehrfach versucht hat, sie gegen dieselbe ins Feld zu führen. Wohl sind wir zu dem Schluss gelangt, dass vielseitige neue Anpassungen, d. h. Veränderungen, welche die Pflanze den indirekten Einflüssen neuer Lebensbedingungen entsprechend umwandeln, nicht ohne Mitwirkung einer steten Vermischung der Individuen zu Stande kommen, Ver-

änderungen schlechthin aber können sehr wohl auch bei gänzlicher Abwesenheit von Amphimixis auftreten. Wenn eine wildwachsende Pflanze in ein wohlgedüngtes Culturbeet dauernd versetzt wird, so werden wahrscheinlich allmälig oder auch sofort gewisse Veränderungen an ihr hervorgerufen werden. Aber das sind keine Anpassungen, sondern es sind gewissermassen direkte Reaktionen des Organismus, die nicht erst der Selektion bedürfen, um sich zu steigern, sondern die auf Beeinflussung gewisser Determinanten des Keimes beruhen, und die, wie alle Variationsrichtungen im Keim ihren sicheren Fortgang so lange nehmen, bis ihnen durch Germinal- oder Personalselektion Halt geboten wird. Sobald die Pflanze einmal diesen künstlichen neuen Lebensbedingungen ausgesetzt wird, treten sie früher oder später ein, nehmen ihren Fortgang, und steigern sich solange, als sie sich mit der Harmonie des Baues und der Physiologie der Pflanze noch vereinigen lassen, welch' Letzteres hier wie in jeder Einzelentwicklung auf dem Kampf der Theile, der Histonalselektion beruht. Nur soweit kommt hier die Nützlichkeit oder Schädlichkeit der Abänderung in Betracht, denn der Personalselektion, dem Kampf der Individuen sind solche in Cultur genommene Pflanzen ja entzogen.

Dass solche Abänderungen auch bei asexueller Vermehrung sich steigern und durch viele Generationen fortsetzen können, beruht darauf, dass die Knospungszellen ebensogut Keimplasma enthalten, als die Geschlechtszellen, und wenn bestimmte Determinanten des Keimplasmas überhaupt von diesen neuen Einflüssen verändert werden, so kann sich diese Veränderung ebensogut von Knospe zu Knospe, von Spross zu Spross übertragen, und also auch bei Fortdauer der neuen Bedingungen steigern, als bei der amphigonen Fortpflanzung von Keimzelle zu Keimzelle. Es wäre auch nicht undenkbar, dass auf ungeschlechtlichem Wege eine einzelne Anpassung zu Stande käme, d. h. eine nützliche Abänderung, wenn es auch wenig wahrscheinlich ist, dass direkte Einflüsse gerade solche Abänderungen hervorrufen werden, welche unter den neuen Verhältnissen nützlich sind. Aber es gibt eine Anzahl von Fällen, die so aussehen und die auch so gedeutet worden sind. Bei mehreren der genannten Culturpflanzen sind nämlich die Fortpflanzungsorgane selbst verkümmert, entweder nur die männlichen oder weiblichen, oder auch beide zugleich, und einige Beobachter haben dies als die direkte Folge des Nichtgebrauchs derselben während der langen ungeschlechtlichen Fortpflanzung angesehen, fussend auf der Hypothese einer Vererbung funktioneller Abänderungen. Abgesehen nun von dieser

irrigen Voraussetzung, so darf man doch wohl fragen, wieso denn die asexuelle Vermehrung z. B. der Kartoffel durch Knollen, statt durch Samen, wie sie mehrere Jahrhunderte hindurch ausschliesslich üblich war, irgend einen Einfluss auf die Blüthen dieser Art und ihre Samenbildung sollte ausüben können? In der That hat sie bei den meisten Kartoffeln auch wirklich keinen ausgeübt, und die Blumen und Samen derselben sind heute noch ebenso fruchtbar, als zur Zeit der Entdeckung der Kartoffel.

Ob der Blüthenstaub einer Blume in einem oder dem anderen seiner Tausende von Pollenkörnern Verwendung findet, indem er auf die Narbe einer anderen Blume der Art gelangt, oder ob alle Pollenkörner nutzlos verstreut werden, kann unmöglich eine rückwirkende Kraft auf den Bau der Blume haben; der Begriff des Nichtgebrauchs findet also hier gar keine Anwendung. Wie bei der Kartoffel verhält es sich bei der Mandioka (Manihot utilissima), dagegen sind viele unserer besten Fruchtsorten, Birnen, Feigen, Trauben, Ananas, Banane samenlos. Bei Maranta arundinacea ist dabei »der ganze wunderbare Blüthenbau erhalten, aber der Blüthenstaub, d. h. die Keimzellen fehlen«. Ob dies nun eine dauernde, d. h. den Anlagen der Art bereits einverleibte Verkümmerung der Geschlechtsorgane ist, oder nur die direkte Folge allzu üppiger Ernährung, oder anderer in den die einzelne Pflanze treffenden Verhältnissen gelegene Ursache, könnte nur durch Versuche entschieden werden. Wahrscheinlich kommt Beides vor. Der gemeine Epheu z. B. blüht im nördlichsten Schweden und Russland nicht mehr, wohl aber in den südlichen Provinzen. Versetzte man Pflanzen aus der nördlichsten Verbreitungszone zu uns, so würden sie aller Wahrscheinlichkeit nach bei uns blühen und Früchte tragen, und es wären dann also nur die direkten Wirkungen des kalten Klimas gewesen, welche diese Pflanzen im Norden am Blühen verhindert hätten. Es ist aber sehr wohl denkbar, dass Culturpflanzen in manchen Fällen erblich unfruchtbar geworden sind, wenn sie stets nur durch Knospen, Ableger u. s. w. vermehrt wurden, nicht etwa durch direkte Wirkung dieser Vermehrungsart, sondern durch zufällige Keimesvariation. Denn bei manchen von ihnen hat der Mensch kein Interesse an ihren Blüthen und Früchten, wie bei der Kartoffel; bei anderen hat er sogar Interesse daran, dass ihre Früchte samenlos werden. Im ersteren Fall wird er Individuen mit zufällig unvollkommenen Blüthen ungescheut zur Vermehrung benutzen, wenn sie sonst schön sind und seinem Verlangen entsprechen, im Letzteren wird er sogar Individuen mit samenlosen Früchten zur Vermehrung

vorziehen und dadurch die Neigung zur Samenverkümmerung bei der betreffenden Rasse befestigen und steigern.

Alle diese Fälle vertragen sich sehr wohl mit unserer Auffassung der Amphimixis, die sich jetzt, nachdem wir die Thatsachen auf allen Gebieten des Lebens daraufhin untersucht haben, etwa in folgenden Sätzen zusammenfassen lässt. Amphimixis hat heute in der gesammten Organismenwelt von den Einzelligen bis zu den höchsten Pflanzen und Thieren hinauf die Bedeutung einer Erhöhung der Anpassungsfähigkeit der Organismen an ihre Lebensbedingungen, indem erst durch sie die gleichzeitige harmonische Anpassung vieler Theile möglich wird. Sie bewirkt dieselbe durch die Vermischung und stete Neukombinirung der Keimplasma-Ide verschiedener Individuen, und bietet so den Selektionsprozessen die Handhabe zur Begünstigung der vortheilhaften und zur Ausscheidung der nachtheiligen Variationsrichtungen, sowie zur Sammlung und Vereinigung aller für die richtige Weiterentwicklung einer Art nöthigen Variationen. Diese indirekte Wirkung der Amphimixis auf die Erhaltungs- und Umbildungsfähigkeit der Lebensformen ist der Hauptgrund ihrer allgemeinen Einführung und Beibehaltung durch das ganze bekannte Organismenreich von den Einzelligen aufwärts.

Der Grund ihrer ersten Einführung bei den niedersten Lebensformen muss eine direkte, den Stoffwechsel günstig beeinflussende Wirkung gewesen sein, die aber insoweit mit der späteren Bedeutung der Amphimixis zusammenfällt, als auch sie als eine »Erhöhung der Anpassungsfähigkeit« aufzufassen sein wird, aber als eine unmittelbare direkte Steigerung und Erweiterung der Assimilations-Fähigkeit. In jedem Falle hat Amphimixis nicht die Bedeutung einer Erhaltung des Lebens selbst, wohl aber die einer ohne sie nicht erreichbaren Fülle und Mannichfaltigkeit der Lebensformen.

Wenn dieselbe im Laufe der Phylogenese von einzelnen Gruppen von Lebensformen aufgegeben worden ist, so geschah dies, weil ihnen dadurch andere Vortheile erwuchsen, die sie im Kampf um die Existenz augenblicklich besser sicherten; es ist aber anzunehmen, dass sie dadurch ihre volle Anpassungsfähigkeit eingebüsst, also ihre Zukunft gegen die momentane Sicherung ihrer Existenz hingegeben haben.

Ausser dieser Wirkung aber hat Amphimixis auch noch einen Antheil an der Entstehung schärfer abgegrenzter Formenkreise, vor Allem der Arten, wovon später noch genauer gesprochen werden soll.

XXXI. Vortrag.

Veränderungen durch Medium-Einflüsse.

Meine Herren! Eine lange Reihe von Vorträgen hindurch wandten wir unsere Aufmerksamkeit denjenigen Erscheinungen zu, welche zu den Selektionsprozessen in Beziehung stehen; wir suchten diese selbst in ihren verschiedenen Formen und Stufen uns klar zu legen und kamen dabei zu dem Ergebniss, dass alle Veränderungen, welche seit dem ersten Erscheinen lebender Substanzen an diesen, den »Organismen« eingetreten sind, durch Selektionsvorgänge geleitet, d. h. in ihrer Richtung und Dauer bestimmt worden sind, wenn sie auch ihre Wurzel in den äusseren Einflüssen haben. Das ist indessen nicht so zu verstehen, als ob diese Leitung nur durch jene *eine* Art der Auslese erfolgt wäre, welche wir mit DARWIN und WALLACE als »Naturzüchtung« bezeichnen, vielmehr müssen wir diese nur als *eine* der verschiedenen *Stufen von Ausleseprozessen* betrachten, welche *zwischen allen gleichwerthigen und deshalb miteinander um den Vorrang, d. h. um Raum und Nahrung kämpfenden Lebenseinheiten stattfinden müssen.* Wäre nicht der Ausdruck »Naturzüchtung« in seiner Bedeutung schon fest eingebürgert, so würde ich vorschlagen, ihn im allerallgemeinsten Sinn für die Gesammtheit aller Selektionsvorgänge zu gebrauchen, so aber wollen wir ihm seinen ursprünglichen Sinn lassen und darunter nur Personalselektion verstehen.

Wir sahen nun, dass auch zwischen den Elementen der Keimsubstanz bei allen Wesen, die schon eine solche im Gegensatz zur Körpermasse besitzen, solche Ausleseprozesse sich abspielen und dass durch sie jene erblichen individuellen Variationen ihren Ursprung erhalten, welche dann unter Umständen die Grundlage zu Abänderungen der Art geben.

Dies kann nun offenbar auf doppelte Weise geschehen; zunächst dadurch, dass eine dieser im Keimplasma entstandenen, allmälig ansteigenden Variationsbewegungen Selektionswerth erreicht, worauf dann »Personalselektion« sich ihrer bemächtigt und sie zum Gemeingut der Art zu machen sucht. Es ist aber offenbar auch denkbar, dass solche im Keimplasma entstandene Variationsrichtungen Selektionswerth überhaupt nicht erreichen, und dann werden sie in den meisten Fällen lediglich als individuelle Merkmale kürzere oder längere Generationsfolgen hindurch bestehen bleiben können, ohne aber doch jemals auf einen grossen Kreis von Individuen übertragen zu werden, oder gar als konstantes Merkmal auf die ganze Art. Ihre Dauer wird wesentlich abhängig sein von dem Zufall der Vermischung mit anderen Individuen und von der die geschlechtliche Fortpflanzung einleitenden Halbirung des Keimplasmas. Früher oder später verschwinden sie wieder, wie wir ja an Abnormitäten oder Krankheitsanlagen des Menschen vielfach beobachten können, sofern sie nicht eben die Existenzfähigkeit herabsetzen; in diesem Fall aber erreichen sie eben Selektionswerth, wenn auch negativen.

Aber auch ganz indifferente, die Existenzfähigkeit des Individuums weder hebende noch herabsetzende Keimesvariationen können unter Umständen sich steigern und zu dauernden Abänderungen aller Individuen einer Art führen, und zwar unter Anderem dann, wenn sie durch äussere, alle Individuen der Art, oder der betreffenden Artkolonie treffende Einwirkungen bedingt sind, und auf diese Art der Veränderung von Lebensformen möchte ich jetzt etwas genauer eingehen.

Die gewöhnliche, nie rastende, immer thätige Germinalselektion beruht, wie wir annehmen mussten, auf intragerminalen Schwankungen der Ernährung, also auf Ungleichheiten der Nahrungsströme, welche im Innern des Keimplasmas cirkuliren; die Abänderungen, welche sie hervorruft, können deshalb in jedem Individuum wieder andere sein, da diese Schwankungen zufällige sind, in diesem Individuum z. B. die Determinante *A*, in anderen die Determinanten *B*, *C* oder *X* betreffen, oder wechselnde Gruppen derselben, oder es kann auch die homologe Determinante *A* in diesem Individuum nach Plus, in jenem nach

Minus variiren, in einem dritten unverändert bleiben, und wenn auch sehr wohl dieselbe Variationsrichtung einer Determinante *N* in vielen Individuen zugleich vorkommen kann, so doch gewiss nicht in allen, und noch weniger bei allen in derselben Kombination mit den Schwankungen der übrigen Determinanten. Nur aber, wenn dies einträte, würde die Variation zum Artcharakter werden können.

Nun durfte man aber wohl von vornherein erwarten, dass nicht blos die zufälligen Ernährungsschwankungen im Innern des Keimplasmas die Elemente desselben zum Variiren in dieser oder jener Richtung veranlassen, sondern dass es auch Einflüsse allgemeinerer Art gibt, wie besonders solche der Nahrung und des Klimas, welche zwar zunächst den Körper als Ganzes treffen, dabei aber doch auch zugleich das Keimplasma, und welche nun einen abändernden Einfluss, sei es auf alle, oder auch nur auf bestimmte Determinanten ausüben. In diesem Falle würden dann alle Individuen in der gleichen Weise abändern müssen, weil alle in gleicher Weise von derselben Abänderungsursache getroffen wurden.

Dem ist nun wirklich so; es steht ausser Zweifel, dass äussere Einflüsse, wie sie von den Medien, in welchen eine Art lebt, ausgehen, im Stande sind, direkt das Keimplasma zu verändern, d. h. also dauernde, weil erbliche Abänderungen hervorzurufen, und wir haben diesen Vorgang früher schon gestreift und als »inducirte Germinalselektion« bezeichnet.

Dass solche Mediums-Einflüsse das einzelne Individuum verändern können, liegt auf der Hand; dass z. B. gute Ernährung den Körper voll und kräftig macht, übermässige dagegen ihn fettig aufschwemmt und entarten lässt, dass ungenügende Ernährung ihn an Fülle und Kraft herabsetzt, sind bekannte Dinge. Es fragt sich nur, einerseits, wie stark solche Einflüsse den einzelnen Körper im Laufe eines Lebens zu verändern im Stande sind, andererseits aber vor Allem, inwieweit solche Veränderungen des Soma entsprechende Abänderungen im Determinantensystem der Keimzellen hervorrufen können, ob sie, und in welchen Fällen sie sich also vererben; denn wo dies nicht der Fall sein sollte, da kann auch eine dauernde, erbliche Abänderung der ganzen Art nicht eintreten, vielmehr wird die Abänderung nur solange anhalten, als die abändernden Einflüsse anhalten, dann aber wieder verschwinden.

Die Stärke des abändernden Einflusses der Nahrung ist oft bei Weitem überschätzt worden. So ist die alte Angabe, die seit JOHN HUNTER die Runde durch die Bücher macht, dass der Magen von

Fleischfressern durch vegetabilische Nahrung in einen Pflanzenfressermagen umgewandelt werde, gänzlich unerwiesen. BRANDES wenigstens, der nicht nur eine genaue kritische Prüfung der in der Litteratur darauf sich beziehenden Angaben vorgenommen, sondern auch eigene neue Versuche angestellt hat, hält diese Behauptung für gänzlich grundlos. Alle die dafür vorgebrachten »Fälle«, in welchen eine Möve oder Eule durch Körnernahrung ihren Fleischmagen in einen muskelreicheren und mit Hornplättchen besetzten verwandelt haben soll, beruhen nach seiner Überzeugung auf ungenauer Untersuchung. Von einer Vererbung dieser fiktiven Magenumwandlung kann also nicht die Rede sein, und die Vorstellung, als ob so eingreifende, histologische Anpassungen, wie die des Magens der körnerfressenden Vögel durch direkte Wirkung der Nahrung entstanden wären, schwebt in der Luft.

Ganz etwas Anderes ist es mit den rein quantitativen Unterschieden der Ernährung. Dass magere Kost das einzelne Individuum ungünstig beeinflusst, steht ausser Frage, und man darf gewiss auch den Gedanken in Erwägung ziehen, ob nicht dadurch auch eine Abänderung in den Keimzellen hervorgerufen werde, und zwar eine der Abänderung des Körpers korrespondirende, so dass also bei langem Anhalten schlechter Ernährung über viele Generationen hinaus eine erbliche Verkümmerung der Art einträte, die auch bei Versetzung in bessere Verhältnisse nicht sofort wieder wiche.

Wir wissen freilich Nichts davon, in wieweit die Kleinheit der Determinanten des Keimplasmas die Gesammtmenge des Keimplasmas und die herabgesetzte Grösse der ganzen Keimzelle mit der Kleinheit des ganzen daraus sich entwickelnden Thieres in innerem Zusammenhang steht, einen solchen Zusammenhang zu vermuthen, kann aber gewiss nicht als absurd bezeichnet werden. Es sind mir keine Versuche bekannt, die bewiesen, dass magere Kost die Körpergrösse progressiv vermindere. CARL V. VOIT hat Hunde desselben Wurfs bei reichlicher oder bei kärglicher Fütterung zu sehr verschiedener Körpergrösse sich entwickeln sehen, es wird aber schwer sein, die Thiere durch kärgliche Kost zugleich klein zu machen und doch noch fortpflanzungsfähig zu erhalten, und so fehlt der Beweis der Vererbung solcher Kleinheit. Die Versuche aber, welche die Natur selbst angestellt hat, sind niemals ganz rein, weil wir nie bestimmt die indirekte Wirkung der veränderten Verhältnisse ausschliessen können. Der seit DARWIN oft citirte Fall von den auf den Falckland-Inseln verwilderten Pferden, die »bei dem feuchten

Klima und der mageren Kost« klein geworden sind, möchte von allen mir bekannten derartigen Fällen noch am ersten als direkte Wirkung der stets spärlichen Nahrung aufgefasst werden dürfen, aber auch hier kann man den Gedanken an Mitwirkung irgend welcher Anpassungen an die sehr eigenthümlichen Lebensbedingungen auf diesen Inseln nicht ganz abweisen, soweit es verwilderte Pferde betrifft. Genaue neuere Angaben darüber habe ich so wenig auffinden können, als solche über die dort vorhandenen, in Domestikation sich fortpflanzenden Pferde. DARWIN aber erzählt in seinem Reisewerk viel Interessantes über die Säugethiere der Falckland-Inseln. Rinder und Pferde sind von den Franzosen 1764 dort eingeführt worden und haben sich seitdem sehr vermehrt; in wildem Zustand schweifen sie heerdenweise umher, und die Rinder sind auffallend gross und stark, die Pferde aber, sowohl die wilden als die zahmen sind eher klein, und haben so viel von ihrer ursprünglichen Kraft verloren, dass man sie zum Einfangen der wilden Rinder mit dem Lasso nicht brauchen kann, und genöthigt ist, dazu Pferde aus la Plata zu importiren. Aus diesem Gegensatz im Gedeihen von Rindern und Pferden wird man soviel wenigstens schliessen dürfen, dass es nicht blos die »spärliche Nahrung« sein kann, welche die Pferde dort kleiner werden lässt, sondern dass die ganzen klimatischen Lebensbedingungen dabei betheiligt sind. Ob nun der ganze Betrag an Abänderung, der bei den seit über Hundert Jahren dort wild lebenden Pferden eingetreten ist, auch schon im Laufe eines Lebens eintreten würde, oder ob er ein Summationsphänomen ist, das wäre erst noch zu entscheiden.

Ähnlich, nur meist noch unsicherer, steht es mit den zahlreichen Angaben über Veränderung der Behaarung bei Ziegen, Schafen, Rindern, Katzen und Schäferhunden durch ein bestimmtes Klima. Das rauhe Klima mancher Hochländer wie Tibet und Angora soll die lang- und feinhaarigen Rassen direkt erzeugt haben. Es fehlt indessen durchaus an Beweisen dafür, dass dabei nicht Anpassung oder künstliche Züchtung mitgespielt hat, und der Umstand, dass ähnliche Rassen bei Kaninchen und Meerschweinchen an anderen Orten und unter ganz anderen klimatischen Bedingungen, zugleich aber unter der richtenden Züchtung des Menschen entstanden sind, spricht wohl eher für diese Vermuthung. Auf der anderen Seite erscheint es aber auch durchaus nicht undenkbar, dass das Klima wirklich einen verändernden Einfluss auf gewisse Determinanten des Keimplasmas ausübe, wie wir ja früher schon gesehen haben, dass

die Einflüsse der Kultur Pflanzen und Thiere zu erblichem Variiren veranlassen können, ja dass dadurch langsam sich steigernde Verschiebungen im Gleichgewichtszustand des Determinantensystems eingeleitet werden können, welche dann als sprungweise »Mutationen« plötzlich in die Erscheinung treten. Es ist nur wenig wahrscheinlich, dass dadurch gerade Anpassungen entstehen, d. h. solche Abänderungen, welche dem veränderten Klima entsprechende Umwandlungen hervorrufen. Der dichte Pelz der arktischen Säugethiere ist sicherlich nicht eine direkte Wirkung der Kälte, obschon er sich bei allen arktischen Arten eingestellt hat, nicht nur bei den heutigen Eisbären, Füchsen und Hasen der Polarzone, sondern auch bei dem zottig behaarten Mammut des diluvialen Sibiriens, dessen tropische Verwandte von heute, die Elephanten, eine fast nackte Haut besitzen. Erst neuerdings ist wieder ein Fall bekannt geworden, der uns zeigt, dass auch solche Thiergruppen, welche in Übereinstimmung mit ihrer sonst rein tropischen Ausbreitung nur ein mässig entwickeltes Haarkleid besitzen, nach Einwanderung in kalte Länder so gut einen dicken Haarpelz bekommen, wie die Mitglieder anderer Familien. Ich denke dabei an den anthropoiden Affen, Rhinopithecus Roxellanae, welcher in den Wäldern der hohen Gebirge Tibets in Rudeln lebt[1], trotzdem der Schnee dort sechs Monate lang liegen bleibt.

Man würde aber sicher fehl gehen, wollte man den dicken Pelz dieses Affen als eine direkte Reaktion seines Organismus auf den Reiz der Kälte betrachten. Dass dem nicht so ist, lehrt vor Allem die vergleichende Betrachtung der im Meer lebenden Säugethiere, die sich gerade in dieser Beziehung so verschieden verhalten und doch denselben niederen Temperaturen ausgesetzt sind; die Wale und Delphine sind ganz nackt, vollständig haarlos, die Seehunde aber besitzen ein dichtes Haarkleid. Dieser auffallende Unterschied hängt offenbar mit der Lebensweise zusammen, die Wale bleiben stets im Wasser, die Seehunde verlassen es häufig und bedürfen deshalb des Haarkleids, besonders in kälterem Klima, da sie sonst durch die Verdunstung des an ihnen haftenden Wassers allzu stark abgekühlt würden. Für die Wale dagegen würde auch ein sehr dichtes Haarkleid als Wärmeschutz nicht genügt haben, da das Wasser ein viel besserer Wärmeleiter ist, als die Luft, und so mussten sie sich mit

---

[1] Nach MILNE-EDWARDS »Recherches pour servir à l'histoire nat. d. Manumifères«, Paris 1868—1874.

der bekannten mächtigen Speckschicht in ihrem Unterhautzellgewebe umgeben, die dann — nach dem sie einmal ausgebildet war — den Schutz durch Haare überflüssig machte, so dass diese in Wegfall kamen. Wohl besitzen auch die Seehunde eine solche Specklage der Haut, aber nur bei den grössten unter ihnen bietet sie genügenden Schutz gegen die abkühlende Wirkung der Verdunstung, wenn sie ans Land oder auf das Eis gehen, und nur bei diesem ist deshalb das Haarkleid stark rückgebildet, wie beim Walross und dem Seelöwen; bei allen kleineren Robben aber mit geringerer Körpermasse musste das Haarkleid sehr dicht, und vor Durchnässung durch starke Einfettung geschützt bleiben, weil die Speckschicht allein die übermässige Abkühlung auf dem Lande nicht verhindern könnte. So wenig die Speckschicht direkt durch die Kälte hervorgerufen sein kann, so wenig ist es das Haarkleid. Wie KÜKENTHAL gezeigt hat, sind das Alles Anpassungen, und diese können hier, wie überall nur auf Naturzüchtung beruhen und auf den ihr zu Grunde liegenden »fluktuirenden« Variationen des Keimplasmas, wie sie entsprechend dem Bedürfniss gerichtet und durch Germinalselektion gesteigert werden.

In allen diesen Fällen spielt direkte Wirkung der äusseren Einflüsse wohl gar nicht mit, in anderen aber bewirkt sie allein die ganze Abänderung, bleibt aber auf das Individuum beschränkt, und lässt somit die Art ganz unverändert.

Wie überaus bedeutend äussere Einflüsse einen Organismus oder einen Theil desselben im Laufe des Einzellebens verändern können, beweisen vor Allem die Pflanzen-Gallen. Hier ist jede Anpassung von Seiten der Pflanze ausgeschlossen, die Galle kann lediglich auf der direkten Wirkung der Reize beruhen, welche von dem jungen Thier, der Larve, auf die sie umgebenden Zellen der Pflanze ausgeübt wird, und dennoch verändern sich diese Zellen in erheblichem Betrag, füllen sich mit Stärke, oder bilden eine Holzschicht, sondern gewisse Stoffe, Gerbsäure u. s. w. in grosser Menge ab, oder bilden Haare, moosartige Auswüchse, Pigmente u. s. w., wie sie sonst an der betreffenden Stelle der Pflanze nicht vorkommen. Seitdem ADLER und BEYERINCK nachgewiesen haben, dass es nicht ein Gift des Mutterthiers ist, welches bei der Eiablage dem Blatt, oder der Knospe u. s. w. eingeflösst wird, und welches nun den Reiz zur Gallenbildung setzt, ist die Sache um Einiges klarer geworden. Man kann sich nun vorstellen, dass verschiedene Reize nacheinander die die Larve einschliessenden Pflanzenzellen treffen, deren geordnete

Aufeinanderfolge und genau abgestufte Reizwirkung die Zellen in verschiedener Weise zur Thätigkeit anregt, sei es zum blossen Wachsen und Sichvermehren in bestimmter Richtung, sei es zu Abscheidungen von Gerbsäuren oder Holzstoff, oder Ablagerungen von Nährstoffen u. s. w. Schon allein die schwachen Bewegungen der jungen Larve werden einen solchen Reiz bilden, der sich mit ihrem Wachsthum verstärkt, dann vor Allem die Fressbewegungen, und schliesslich, und nicht zum geringsten, verschiedenartige Sekrete, welche das Thier durch seine Speicheldrüsen ausscheidet, und welche wohl irgend welche wirksame und vermuthlich zeitlich wechselnde Stoffe enthalten; alle diese Momente werden als spezifische Zellenreize nach dieser oder jener Richtung die Stoffwechsel- und Wachsthumsvorgänge der Zellen beeinflussen und verändern. Im Prinzip wenigstens, wenn auch nicht im Einzelnen, verstehen wir so die Möglichkeit, wie durch geordnete Aufeinanderfolge und genaue Abwägung dieser verschiedenen Zellenreize der in der That wunderbare Bau der Gallen zu Stande kommt als das Produkt des direkten und einmaligen Einflusses des Gallinsektes auf den Pflanzentheil. Die Fähigkeit des Thieres aber seinerseits eine solche Succession feinabgestufter Reize auf die Pflanzenzellen auszuüben, wird man nur auf lange anhaltende Züchtungsprozesse beziehen können, wie denn auch nur dadurch der bis ins Einzelste zweckmässige Bau der Gallen verständlich wird. Die Annahme von Stoffen, die schon in geringer Menge als spezifische Zellenreize wirken, deren wir bei diesem Erklärungsversuch der Gallen bedürfen, schwebt heute nicht mehr in der Luft, wo wir ja in dem Jodothyrin Baumann's, den spezifischen Stoffen der Thymus und der Nebenniere der höchsten Thiere Analoga zu dieser Annahme kennen, gar nicht zu reden von den nur in ihren Wirkungen bekannten »Antikörpern« der pathogenen Bakterien.

Der Fall der Pflanzengallen ist deshalb von so grosser theoretischer Bedeutung, weil wir hier jede Vorbereitung der Pflanzenzellen für die Einwirkung der vom Thier ausgehenden Reize ausschliessen können, denn die Galle ist durchaus nutzlos für die Pflanze, soviel man sich auch schon abgemüht hat, einen Nutzen derselben für sie herauszufinden; wir haben also hier einen reinen Fall von Veränderung durch einmalige Einwirkung äusserer Einflüsse, eine Anpassung des Thieres an die Reaktionsweise bestimmter Pflanzengewebe.

Man sollte denken, dass, wenn überhaupt eine Vererbung rein somatogener Abänderungen, eine Übertragung der Erwerbungen des

Personaltheils auf den Germinaltheil möglich wären, sie hier eintreten müsste, denn manche Gallenarten befallen bestimmte Eichen alljährlich und in grosser Menge. Es ist denn auch wirklich schon die Behauptung aufgetaucht, es entstünden zuweilen Gallen spontan, ohne Gallinsekt. Der Beweis dafür ist aber bis jetzt ausgeblieben, und dass Niemand einer solchen Behauptung Beachtung geschenkt hat, schliesst wohl eine unbewusste Verurtheilung der Hypothese von der Vererbung erworbener Eigenschaften ein.

Dass auch viel weniger spezialisirte äussere Einflüsse Veränderungen hervorrufen können, die nicht erblich sind, wird durch die schon oft besprochenen Hieracium-Versuche NÄGELI's bewiesen. Die alpinen Arten des Habichtskrauts veränderten sich in dem fetten Boden des botanischen Gartens zu München in ihrem ganzen Habitus bedeutend, aber ihre Nachkommen, wenn sie in mageres Kiesland versetzt wurden, kehrten wieder zum Habitus der alpinen Art zurück. Die im Gartenland eingetretenen Abänderungen waren also rein somatische, passante, wie ich sie genannt habe und beruhten nicht auf Veränderungen des Keimplasmas. Man kann diesen Versuchen einwerfen, dass sie nicht lange genug fortgesetzt worden seien, um zu beweisen, dass nicht dennoch auch erbliche Veränderungen in Folge der veränderten Bedingungen hätten auftreten können. Jedenfalls beweisen sie, dass starke Veränderungen des ganzen Körpers der Pflanze eintreten können, ohne jede bemerkbare Abänderung des Keimplasmas. Die Möglichkeit einer Abänderung auch des Keimplasmas durch solche direkte Wirkung äusserer Einflüsse soll aber damit keineswegs in Abrede gestellt werden. A priori schon muss man eine solche annehmen, wenn man, wie wir es gethan haben, die individuelle erbliche Variation auf die Schwankungen in der Ernährung der einzelnen Determinanten des Keimplasmas bezieht. Es ist von vornherein wahrscheinlich, dass manche allgemeine Ernährungsabänderungen oder klimatische Faktoren auch das Keimplasma treffen, und es ist durchaus nicht undenkbar, dass sie hier zuweilen nicht alle, sondern nur ganz bestimmte Determinanten allein verändern.

Einen Beweis für diesen Fall bilden die Erfahrungen, welche über den kleinen rothgoldigen Feuerfalter vorliegen, Polyommatus Phlaeas, deren ich in einem früheren Vortrag schon kurz gedacht habe. Dieser kleine Tagfalter aus der Familie der Lycaeniden besitzt eine weite Verbreitung und kommt in zwei Klima-Varietäten vor. Im hohen Norden und auch noch in ganz Deutschland zeigt

er sich rothgolden auf seiner Oberseite mit einem schmalen schwarzen Aussenrand, im Süden Europas aber wird das Rothgold fast ganz von Schwarz verdrängt. Ich habe nun aus Eiern der bei Neapel fliegenden Phlaeas-Falter in Deutschland Raupen gezogen und dieselben unmittelbar nach ihrer Verpuppung relativ niederer Temperatur ausgesetzt (+ 10° C.). Es entstanden Falter, welche zwar etwas weniger schwarz waren, als die in Neapel fliegenden, aber doch erheblich dunkler, als die deutschen. Umgekehrt wurden dann deutsche Puppen höherer Wärme ausgesetzt (+ 38° C.), und daraus Falter erhalten, die etwas weniger feuriggoldig und etwas schwärzer waren, als die gewöhnlichen deutschen Falter. Hätte ich die Versuche heute zu wiederholen, so würde ich die Temperatur bei den Kälteversuchen weit niedriger nehmen, weil wir heute aus Versuchen von STANDFUSS, E. FISCHER und BACHMETJEFF wissen, dass die meisten Tagfalter-Puppen eine Temperatur unter Null längere Zeit hindurch gut ertragen; wahrscheinlich würden dann die Resultate noch prägnanter ausfallen.

Aber auch aus den Ergebnissen der damaligen Versuche durfte geschlossen werden, dass die Schwärzung der Oberseite der Flügel in der That direkte Folge erhöhter Temperatur während der Puppenzeit ist, das reine Rothgold dagegen Folge erniedrigter Temperatur. Damit stimmen auch vollkommen ähnliche Versuche von MERRIFIELD überein, die derselbe mit englischen Phlaeas-Puppen anstellte. Man wird aber aus diesen Versuchen noch weiter schliessen dürfen, dass sowohl Wärme als Kälte bei der einzelnen Puppe nur schwache Veränderungen hervorrufen, und dass das reine Rothgold der nordischen, das Schwarz der südlichen Form das Resultat eines langen Vererbungs- und Häufungsprozesses ist, in welchem das Keimplasma so verändert wurde in Bezug auf die betreffenden Flügel-Determinanten, dass dieselben auch bei minder extremen Temperaturen doch noch die südliche, respective die nördliche Form ergeben.

Da diese Determinanten nicht nur in der Flügelanlage der Puppe anzunehmen sind, sondern natürlich auch in den Keimzellen derselben, so müssen beide von den verändernden Temperaturen getroffen werden, und nach der Continuität des Keimplasmas muss sich jede im Einzelleben entstandene noch so geringe Änderung dieser Determinanten auf die folgende Generation fortgesetzt haben. So wird es verständlich, dass somatische Veränderungen wie die Schwärzung der Flügel durch Wärme sich scheinbar direkt vererben und häufen kann im Laufe der Generationen; in Wahrheit ist es nicht die somatische

Abänderung selbst, welche sich vererbt, sondern die ihr korrespondirende, von demselben äusseren Einfluss hervorgerufene Abänderung der entsprechenden Determinanten im Keimplasma der Keimzellen, die Determinanten der folgenden Generation.

Diese Deutung des Versuches, wie ich sie schon vor Jahren gegeben habe, ist seitdem in mehrfacher Weise an verschiedenen anderen Tagfaltern bestätigt worden. Durch Anwendung von Kälte bis zu — 8° C. auf frische Puppen verschiedener Vanessa-Arten gelang es zuerst Standfuss und Merrifield, dann besonders auch E. Fischer starke Abweichungen in Zeichnung und Färbung des Schmetterlings zu erhalten, sog. Aberrationen, wie sie bis dahin nur äusserst selten und vereinzelt im Freien gefangen worden waren. Diese Abweichungen von der Norm sind unzweifelhaft der Wirkung der Kälte zuzuschreiben, wenn es auch nicht, wie Viele ohne weitere Prüfung annehmen, alles neue Formen sind, die plötzlich dabei in die Erscheinung traten. Vielmehr hat Dixey durch Vergleichung der verschiedenen Vanessa-Arten die phyletische Entwicklung ihrer Zeichnung auf den Flügel festzustellen gesucht und gefunden, dass jene Kälte-Aberrationen mehr oder weniger vollständige Rückschläge auf frühere phyletische Stadien sind. Für den gemeinen »kleinen Fuchs« (Vanessa urticae), den Distelfalter (Vanessa cardui), den »Admiral« (Vanessa atalanta), das »Pfauenauge« (Vanessa Jo) und den »grossen Fuchs« (Vanessa polychloros) kann ich dieser Deutung beistimmen und thue dies um so lieber, als ich schon vor Jahren den Wechsel verschieden gefärbter Generationen der saison-dimorphen Tagfalter als Rückschlag aufgefasst habe. Damit ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass nicht auch andere als atavistische Aberrationen der Zeichnung durch Kälte oder Wärme hervorgerufen werden könnten. Theoretisch stünde dem kaum Etwas entgegen. Doch wird man diese sprungweise auftretenden Abänderungen nicht ohne Weiteres jenen oben besprochenen Spielvarietäten der Pflanzen gleich setzen dürfen; ein bedeutsamer Unterschied besteht zwischen beiden. Bei den Schmetterlingen wandelt ein einziger kurzer Eingriff die Flügelzeichnung um, bei den Pflanzenvarietäten aber geht dem Sichtbarwerden der Abänderung immer eine längere Umstimmungsperiode des Keimplasmas vorher, die schon Darwin bekannte, jetzt von de Vries »Prämutationsperiode« benannte Einwirkungszeit der verändernden äusseren Einflüsse.

Theoretisch werden wir diese merkwürdigen Aberrationen so zu verstehen haben, dass durch die Kälte die Determinanten der Flügel-

schuppen in der Flügelanlage der jungen Puppe verschieden beeinflusst werden, dass einige Arten derselben dadurch gestärkt, andere aber erheblich geschwächt, gewissermassen gelähmt werden, und dass auf diese Weise das eine Farbenfeld sich weiter ausbreitet auf dem Flügel als normalerweise, das andere weniger, während ein drittes ganz unterdrückt wird. Dass bei dieser Verschiebung des Gleichgewichts zwischen den Determinanten vorwiegend ein phyletisch älteres Zeichnungsmuster herauskommt, lässt darauf schliessen, dass im Keimplasma der modernen Vanessa-Arten noch mehr oder weniger Vorfahren-Determinanten neben den modernen enthalten sind. Man möchte fast daran denken, ob diese die Kälte etwa besser ertragen, als die modernen, weil ihre ursprünglichen Träger, die alten Arten der Eiszeit, an grössere Kälte gewöhnt waren, doch stehen diesem Gedanken die Erfahrungen E. FISCHER's entgegen, nach welchem Forscher dieselben Aberrationen auch durch abnorm hohe Wärme erzielt werden können. Dass die alten Vorfahren-Determinanten in verschiedener Zahl dem Keimplasma der heute lebenden Vanessen beigegeben sind, möchte ich daraus schliessen, dass unter einer grossen Zahl von Kälte-Versuchen mit Vanessen, die ich im Laufe mehrerer Jahre angestellt habe, bei verschiedenen Bruten die Aberrationen stets in sehr verschiedener Anzahl vorhanden waren trotz sorgfältigster Herstellung möglichst gleicher Bedingungen; absolut gleich sind dieselben freilich niemals herzustellen.

Doch es würde mich zu weit führen, noch näher auf diese wohl noch nicht vollständig durchgearbeiteten Fälle einzugehen; nur das Eine sei noch zu erwähnen, dass nämlich die durch Kälte erzeugten Aberrationen bis zu einem gewissen Grade erblich sind. Zuerst gelang es STANDFUSS, einige abgeänderte »kleine Füchse« zur Fortpflanzung zu bringen, und aus den Eiern derselben einige Schmetterlinge zu erhalten, die zwar eine weit schwächere, aber doch so deutliche Abweichung von der Norm aufwiesen, dass man sie nicht für Zufall halten kann. Auch mir glückte Dasselbe in einem Fall, und hier war die Abweichung eine noch schwächere. Dass aber beide Beobachtungen mit Recht auf die Kältewirkung bezogen werden dürfen, welcher die Eltern unterworfen gewesen waren, wird durch Beobachtungen bewiesen, welche E. FISCHER neuerdings veröffentlicht. Sie beziehen sich auf einen Spinner, den »deutschen Bär«, Arctia caja, einen Schmetterling, der bei Tage fliegt und dementsprechend eine bunte und sehr markirte Zeichnung und Färbung besitzt. Eine grosse Zahl von Puppen wurden einer Kälte von — 8° ausgesetzt,

und einige von ihnen ergaben auffallende, ganz dunkle Aberrationen (Fig. 129 *A*). Ein Paar derselben lieferte befruchtete Eier, und unter den Nachkommen, die bei gewöhnlicher Temperatur aufgezogen wurden, waren neben viel zahlreicheren normalen Schmetterlingen auch einige (17), welche die Aberration der Eltern, wenn auch in erheblich geringerem Grade aufwiesen (Fig. 129 *B*).

Das zeigt also, dass die Kälte nicht nur die Flügelanlagen der elterlichen Puppen, sondern auch das Keimplasma getroffen und verändert hatte, aber zugleich auch, dass diese letzte Veränderung eine

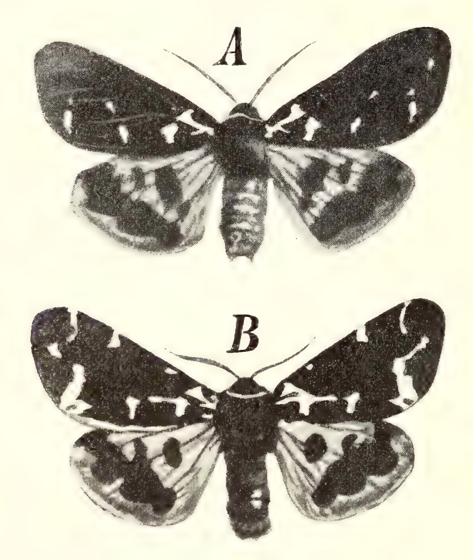


Fig. 129. *A* Kälte-Aberration von dem »Deutschen Bär« Arctia caja. *B* Der am stärksten aberrirende unter den Nachkommen desselben; nach E. FISCHER.

minder starke war, als bei den Determinanten der Flügelanlage. So kommt der Schein einer Vererbung erworbener Charaktere zu Stande.

Wie nun hier bei vielen dieser Kälte-Aberrationen die Kälte zwar die Abänderung hervorruft, aber doch nicht als etwas Neues schafft, sondern nur längst vorhandenen aber für gewöhnlich unterdrückten Anlagen das Übergewicht verschafft, so findet sich ganz Ähnliches auch bei Pflanzen. Ich denke dabei z. B. an die interessanten Versuche von VÖCHTING über den Einfluss des Lichtes auf die Blüthen-Produktion der Phanerogamen. Es hat sich dabei gezeigt, dass die wilde Balsamine, Impatiens Noli me tangere, in starkem

Licht ihre bekannten gelben Blumen hervorbringt, in schwachem aber kleine, geschlossen bleibende sog. »kleistogame« Blüthen. Man würde natürlich gänzlich fehl gehen, wollte man im starken oder schwachen Licht die wirkliche Ursache, die causa materialis, dieser beiden Blüthenformen erblicken, während dieses doch nur als Reiz wirkt, der die in der Konstitution der Pflanze schon vorhandenen Anlagen zu beiden zur Entwicklung bestimmt. Wie schon längst bekannt, gehören zu dieser Pflanze normalerweise zweierlei Blüthen, und die in ihr schlummernden Anlagen zu beiden sind so eingerichtet, dass die offenen Blumen sich da entwickeln, wo die Aussicht auf Insektenbesuch und auf Kreuzbestäubung durch sie vorhanden ist, d. h. bei sonnigem Wetter, oder in stärkerem Licht, während die zur Selbstbefruchtung bestimmten geschlossenen und unscheinbaren Blüthen sich bei schwachem Licht, also an schattigen Standorten und versteckten Theilen der Pflanze bilden, wo Insektenbesuch nicht zu erwarten ist.

Gerade bei den Pflanzen gibt es Tausenderlei solche Reaktionen des Organismus auf äussere Reize, welche nicht primärer Natur sind, d. h. nicht unvermeidliche Folge des Pflanzen-Organismus im Allgemeinen, sondern die auf Anpassungen des speziellen Organismus einer Art oder Artengruppe an ihre spezifischen Lebensbedingungen beruhen. Dahin gehören alle Erscheinungen des Heliotropismus, Geotropismus, Chemotropismus, wie sie durch die zahlreichen und vortrefflichen Untersuchungen der Pflanzen-Physiologen festgestellt worden sind. Dass sie alle Anpassungen und sekundäre Reizreaktionen sind, beweist die Thatsache, dass dieselben Reize in sehr verschiedenem, oft in geradezu entgegengesetztem Sinne auf die homologen Theile verschiedener Arten wirken. Während z. B. die grünen Sprosse der meisten Pflanzen dem Lichte zustreben, also positiv heliotropisch sind, wenden sich die Klettersprosse des Epheus und des Kürbis vom Lichte ab, sind negativ heliotropisch, eine zweckmässige Anpassung an das Klettern. Hier muss also der Grund dieser verschiedenen Reaktionsweise in der verschiedenen Beschaffenheit der Pflanzensubstanz des Sprosses liegen, und da diese sich in ihrer Beziehung zum Licht in so weitem Masse verschieden ausbilden kann, so darf die Reaktionsfähigkeit der Pflanzensubstanz auf Licht überhaupt nicht als eine primäre Eigenschaft derselben aufgefasst werden, so etwa wie die spezifische Schwere eines Metalls oder die chemischen Affinitäten des Sauerstoffs oder Wasserstoffs, sondern eben als Anpassungen der lebenden und veränderlichen Substanz an die speziellen Lebens-

bedingungen, deren Zustandekommen allein auf Selektionsprozesse bezogen werden kann. Das ist ja eben der Unterschied zwischen der lebenden Substanz und der unlebendigen, dass die Erstere in hohem Betrage veränderlich ist, die Letztere nicht; ist doch dies die Grundverschiedenheit, von der die ganze Möglichkeit der Entstehung einer Organismen-Welt abhing.

Auch bei den Thieren muss man unterscheiden zwischen solchen direkten Wirkungen äusserer Einflüsse, auf welche der Organismus nicht schon eingerichtet ist, also zwischen primären Reaktionen desselben und den sekundären, d. h. solchen, die auf zweckmässiger Anpassung desselben an den Reiz beruhen.

Wenn z. B. HERBST künstliches Seewasser herstellte, in welchem das Natron durch Lithion ersetzt war, und nun die Eier von Seeigeln in diesem künstlichen Seewasser zu stark abweichenden, sonderbar gebauten Larven sich entwickeln sah, so haben wir hier eine primäre Reaktion des Organismus auf veränderte Lebensbedingungen vor uns — keine Anpassung, keine vorbereitete Reaktion. Dementsprechend gehen denn auch diese »Lithion-Larven« später zu Grunde.

Auch die vorhin besprochene Schwärzung des Feuerfalters, Polyommatus Phlaeas wird als eine primäre Reaktion aufzufassen sein, schwerlich dagegen die meist in diesem Sinne gedeuteten Abänderungen jener Artemia-Art, welche in den Salzlachen der Krim lebt, und von welcher SCHMANKEWITSCH zeigte, dass sie bei Verminderung des Salzgehaltes des Wassers gewisse Veränderungen durchmacht, die sie der Süsswasser-Form Branchipus nähern, während sie bei steigendem Salzgehalt, in umgekehrter Weise sich verändert. Wahrscheinlich liegen hier schon Anpassungen an den periodisch sehr wechselnden Salzgehalt der Wohnorte dieser Art vor.

Kein Zweifel kann darüber sein bei jenen Raupen aus verschiedenen Schmetterlingsfamilien, von welchen POULTON zeigte, dass sie in der ersten Jugend die Fähigkeit besitzen, sich der Farbe ihrer zufälligen Umgebung genau anzupassen. Hier genügte offenbar der Schutz nicht, den die Raupe durch eine ungefähre Farbenähnlichkeit mit der Umgebung erhalten hatte, vermuthlich, weil diese Letztere eine verschiedene sein kann, indem die Art auf verschiedenen, abweichend gefärbten Pflanzen und Pflanzentheilen lebt. So entstand eine fakultative Anpassung. Selektion rief eine in wunderbarer Weise spezialisirte Reizbarkeit der verschiedenen zelligen Elemente der Haut für verschiedenes Licht hervor, welche nun bewirkt, dass die Haut jedesmal die Färbung annimmt, welche in den ersten Tagen ihres Lebens

von den die Raupe umgebenden Theilen der Pflanze auf sie zurückstrahlt. So nehmen die Raupen eines Spanners, Amphidasis betularia die Färbung der Zweige an, auf und zwischen welchen sie sitzen, und man kann sie schwarz, braun, weiss oder hellgrün werden lassen, ganz unabhängig vom Futter, je nachdem man sie zwischen derart gefärbten Zweigen (oder auch gefärbtem Papier) aufzieht.

Auf noch komplizirteren Anpassungen beruht der Farbenwechsel bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Cephalopoden. Hier ist ein Reflexmechanismus vorhanden, welcher den Lichtreiz, der das Auge trifft, dem Gehirn zuleitet und nun dort in Erregungen gewisser Hautnerven umsetzt, welche dann ihrerseits die die Färbung bedingenden beweglichen Zellen der Haut verändern und verschieben, entsprechend der Zweckmässigkeit. Darauf beruht der Farbenwechsel des dafür altberühmten Chamäleons, aber auch der kaum minder auffällige des Laubfroschs, welcher hellgrün erscheint, wenn er auf Blättern sitzt, tief dunkelbraun aber, wenn er im Dunkeln gehalten wird. Alles dies sind sekundäre Reaktionen des Organismus, bei welchen der äussere Reiz vom Organismus gewissermassen benutzt wird zur Auslösung zweckmässiger, dauernder oder momentaner Veränderungen. Bei den Raupen sind sie dauernd, d. h. nur die junge Raupe nimmt die Farbe ihrer Umgebung an, später verändert sie sich nicht mehr, auch wenn sie anderem Licht ausgesetzt oder künstlich auf eine Nährpflanze von anderer Farbe versetzt wird; bei Fischen, Fröschen und Dintenfischen dagegen überdauert die Reaktion der Farbzellen den Lichtreiz nur um Weniges und wechselt mit diesem. Die Zweckmässigkeit auch dieses Unterschiedes leuchtet ein.

Wenn nun gefragt wird, wie gross der direkte Einfluss äusserer Bedingungen auf das Keimplasma sein könne, wie stark durch stets wiederholte kleine Veränderungen bestimmter Determinanten diese und die von ihnen bestimmten Stellen des Körpers im Laufe der Generationen verändert werden können, wie stark also diese direkte Wirkung von Klima und Nahrung mitspielt bei der Umwandlung der Arten, so kann darauf an der Hand der Erfahrung nicht geantwortet werden, weil es an völlig sichern und klaren Erfahrungen eben fehlt, weil wir in den wenigsten Fällen überhaupt nur wissen, wie gross die Veränderungen sind, die im Einzelleben am Körper durch irgend einen dieser Faktoren gesetzt werden können. In den meisten Fällen bleibt es überhaupt ungewiss, ob wirklich vererbbare Wirkungen mitspielen, ob also das Keimplasma selbst getroffen wurde. Will man sich aber theoretisch

klar machen, wie weit direkte klimatische Wirkungen reichen, so wird man sagen dürfen: so weit, als sie nicht störend in das Leben der betreffenden Art eingreifen, denn in dem Augenblick, in welchem eine solche direkte Wirkung anfängt, verderblich für die Art zu werden, wird Selektion eingreifen und durch Bevorzugung der minder stark auf den Klima-Reiz reagirenden Individuen die Abänderung zurückschrauben. Sollte das in irgend einem Fall physisch nicht möglich sein, so würde die Art in dem betreffenden Klima aussterben. Wenn eine Thier- oder Pflanzenart klimatische Grenzlinien hat, so bedeutet das eben, dass die darüber hinaus sich verbreitenden Individuen Einflüssen ausgesetzt sind, die sie existenzunfähig machen, und welche Naturzüchtung nicht neutralisiren kann. Wir stossen hier auf eine der Grenzen der Machtsphäre von Naturzüchtung. Die stärksten Wirkungen werden Medium-Einflüsse immer auf das Soma des einzelnen Individuums ausüben, und wir haben ja an dem Beispiel der Alpenpflanzen und der Gallen gesehen, wie ausserordentlich weit dieselben gehen können, ohne doch irgend eine Spur im Keimplasma zu hinterlassen.

XXXII. Vortrag.

Einfluss der Isolirung auf die Artbildung.

Meine Herren! In einem der früheren Vorträge suchte ich Ihnen an der Hand DARWIN'scher Beweisführungen und Beispiele zu zeigen, wie bedeutsam für jede Art in Bezug auf Umgestaltung die Gesellschaft von anderen Arten ist, mit denen sie auf einem Wohngebiet zusammenlebt. Wir sahen, dass in der Zusammensetzung dieser Thier- und Pflanzengesellschaft ein ebenso wesentliches Moment der »Lebensbedingungen« gelegen ist, als etwa in irgend welchen klimatischen Verhältnissen, ja dass DARWIN sogar den Einfluss dieser Lebensgesellschaft noch höher anschlug, ihm einen grösseren Anpassungszwang zuschrieb, als den physikalischen Lebensbedingungen.

So sind wir darauf vorbereitet, anzuerkennen, dass schon blos durch Versetzung in eine andere Fauna und Flora eine Art möglicherweise zum Abändern veranlasst werden kann, wie dies dann eintritt, wenn dieselbe bei ihrer allmäligen Ausbreitung in Gebiete eindringt, die eine wesentlich andere Lebensgesellschaft enthalten. Solche Wanderungen können aber nicht nur allmälig geschehen, d. h. durch Ausdehnung des ursprünglichen Wohngebietes über immer weitere Räume im Laufe der Generationen und Hand in Hand mit der Zunahme der Individuenzahl, sondern gelegentlich auch plötzlich, dadurch, dass einzelne Individuen oder kleine Gesellschaften einer Art

auf ungewöhnlichem Weg über die natürlichen Schranken des alten Wohngebietes hinausgeführt werden, und dann auf fernes neues Gebiet gelangen, auf dem sie gedeihen können.

Solche Artkolonien können durch den Menschen veranlasst werden, der ja viele seiner Hausthiere und Pflanzen weithin über die Erde verbreitet, der aber auch wilde Pflanzen und Thiere absichtlich oder unabsichtlich von ihrem ursprünglichen Wohngebiet nach fernen Punkten der Erde versetzt hat — ich erinnere an die der Befruchtung des Klees zuliebe nach Neuseeland importirten englischen Hummeln —, aber solche Kolonien kommen auch unabhängig vom Menschen tausendfach vor, und die Mittel, durch welche sie geschaffen werden, sind sehr verschiedene. Kleine Singvögel können gelegentlich einmal durch Stürme aufs Meer hinausgetrieben und weit fortgeführt werden, um, wenn das Glück ihnen wohl will, auf einer fernen Insel im Weltmeer eine neue Wohnstätte zu finden; Süsswasserschnecken können, wenn sie gerade aus dem Ei geschlüpft sind, an den breiten Schwimmfuss und das Gefieder einer Wildente oder eines anderen Zugvogels kriechen, dann von demselben über weite Länder und Meere mitgeführt, und schliesslich in einem fernen Sumpf oder See wieder abgesetzt werden. Dies muss sogar nicht so selten geschehen, wie die weite Verbreitung unserer mitteleuropäischen Süsswasserschnecken nach Norden und nach Süden hin beweist. Aber auch Landschnecken können, wenn auch nur selten, durch passive Wanderung über scheinbar unüberschreitbare Schranken hinweggetragen werden, wie uns die Anwesenheit von Landschnecken auf fernen im Weltmeer gelegenen Inseln zeigt.

Die Sandwich-Inseln sind mehr als 4000 Kilometer vom Festland von Amerika entfernt, sind als Vulkane mitten aus dem stillen Ocean emporgestiegen und besitzen dennoch eine reiche Landschnecken-Fauna, deren erster Anfang nur durch zufälligen Import einzelner Schnecken mittelst verschlagener Landvögel dorthin gelangt sein kann. Ch. Darwin war der Erste, der sich über die Besiedelung von Inseln mit thierischen Bewohnern eingehende Rechenschaft zu geben versuchte, und das Kapitel in seiner »Entstehung der Arten«, welches von der geographischen Verbreitung der Thiere und Pflanzen handelt, bildet heute noch die Grundlage aller auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen. Wir lernen aus diesem, dass viele Landthiere, von denen man es a priori nicht erwarten sollte, über den Ocean zufällig hinübergetragen werden können, sei es dass sie wie Schmetterlinge und andere fliegende Insekten, wie Landvögel und Fledermäuse durch

Winde verschlagen werden, sei es, dass sie versteckt in Ritzen und Spalten von Treibholz als Eier oder auch als fertige Thiere längere Zeit der sonst so verderblichen Einwirkung des Seewassers Widerstand leisten. So können Eier von niederen Krustern (Daphniden), die im Schlamm des Süsswassers massenhaft enthalten sind, durch Vögel mit etwas Erde an ihren Füssen weithin verschleppt werden, und ebenso eingekapselte Infusorien und andere Einzellige, sowie Räderthiere. In allen diesen und in vielen anderen Fällen kann es gelegentlich geschehen, dass einzelne oder wenige Individuen einer Art nach einem weit entfernten und gegen die übrigen Artgenossen abgeschlossenen Gebiete gelangen, und falls sie dort gedeihen, eine Kolonie gründen, die sich nach und nach über das ganze isolirte Wohngebiet ausbreitet, soweit dasselbe günstige Lebensbedingungen für sie darbietet.

Als isolirte Gebiete dürfen aber nicht nur die Inseln des Oceans für Landthiere gelten, sondern ebensowohl auch Berge oder Gebirge, die sich mitten im Flachland erheben, für Gebirgsbewohner von geringem Wandervermögen, Pflanzen sowohl als Thiere. Ebenso werden auch die Thiere des Meeres durch Landbrücken voneinander isolirt, so diejenigen des rothen Meers von den Bewohnern des Mittelmeers, wie das Alles schon von DARWIN eingehend erörtert worden ist. Der Begriff des isolirten Gebietes ist immer ein relativer, und dasselbe Gebiet, welches für eine Landschnecke völlig insular erscheint, ist es für einen gut und weit fliegenden Seevogel durchaus nicht. Absolute Isolirung irgend einer bestehenden Kolonie gibt es überhaupt nicht, sonst hätte diese selbst ja auch nicht auf das Inselgebiet gelangen können, aber der Grad der Isolirung kann für die Zeitdauer unserer Beobachtung ein absoluter sein, wenn die Verschleppung einer bestimmten Art auf das isolirte Gebiet so selten eintritt, dass wir sie in Jahrhunderten, ja selbst in Jahrtausenden nicht beobachten würden, dass klimatische oder geologische Veränderungen dazu gehören, um sie zu ermöglichen, Untersinken von Landbrücken zwischen früher getrennten Meerestheilen, oder, wenn wir an Landthiere z. B. Schnecken denken, Emporsteigen des Meeresgrundes und Ausfüllung von ländertrennenden Meeresarmen. Aber auch das Verschleppen einer Art durch die vorhin angedeuteten zufälligen Transportmittel wird bei grosser Entfernung des Inselgebietes so überaus selten einmal vorkommen, dass die Isolirung einer durch einen solchen Zufall entstandenen Kolonie als eine nahezu absolute betrachtet werden darf den Artgenossen auf dem ursprünglichen Wohngebiet gegenüber.

Prüfen wir nun solche Inselgebiete in Bezug auf ihre dort isolirt lebenden thierischen Bewohner, so begegnen wir der überraschenden Thatsache, dass dieselben zahlreiche sog. endemische Arten beherbergen, d. h. Arten, die nur dort auf der Erde vorkommen, und weiter, dass solche Arten um so zahlreicher sind, je weiter die Insel von dem nächsten Wohngebiet verwandter Arten entfernt liegt; es sieht also auf den ersten Blick ganz so aus, als sei die Isolirung allein schon eine direkte Ursache der Artumwandlung.

Die Thatsachen, welche nach dieser Richtung zu deuten scheinen, sind so zahlreich, dass ich nur eine kleine Auswahl davon anführen kann. Die schon genannten Sandwich-Inseln besitzen 18 endemische Landvögel und nicht weniger, als 400 endemische Landschnecken, alle der nur dort vorkommenden Gattungsgruppe der Achatinellinen angehörig.

Die Gallapagos-Inseln liegen 1000 Kilometer von der Küste Südamerikas entfernt, und auch sie beherbergen 21 endemische Arten von Landvögeln, darunter eine Ente, einen Bussard und etwa ein Dutzend verschiedene, aber nahe verwandte Spottdrosseln, von denen jede nur einer oder zweien der 15 Inseln angehören. Auch eigenthümliche Reptilien besitzt die Inselgruppe, die ja ihren Namen von den riesigen, bis zu 400 Kilogramm schweren Landschildkröten erhalten hat, welche in der Tertiärzeit auch das Festland von Südamerika bewohnten, jetzt aber nur dort vorkommen. Sie besitzt auch endemische Eidechsen der Gattung Tropidurus, und wenn auch Eidechsen wohl ebensowenig als Landschildkröten dorthin über das Meer verschleppt worden sein können, sondern den auch aus geologischen Thatsachen abgeleiteten Schluss bestätigen, dass die Inselgruppe noch in der Tertiärzeit mit dem Festland in Verbindung stand, so bezeugt doch wieder das Vorkommen einer besonderen Art von Tropidurus auf beinahe jeder der 15 Inseln von Neuem den geheimnissvollen Einfluss der Isolirung, denn die meisten dieser Inseln sind für Eidechsen gegeneinander völlig isolirte Gebiete, noch mehr wie für die Spottdrosseln, die sich doch auch in eine Reihe von Arten gespalten haben.

So liegt die Vermuthung nahe, die DARWIN zuerst auf die Entwicklungslehre hinführte, dass die Verhinderung der steten Kreuzung einer isolirten Kolonie mit den Artgenossen des ursprünglichen Wohngebietes die Bildung neuer endemischer Arten begünstige, und dieser Schluss wird bestätigt, wenn wir erfahren, dass Inseln wie die Gallapagos zwar 21 endemische Landvögel, aber nur zwei endemische

Seevögel unter elfen besitzen, denn die Letzteren überfliegen fortwährend weite Strecken des Meeres, und Kreuzungen mit den Artgenossen der benachbarten Festlandsküste werden häufig eintreten. Auch die Bermudas-Inseln bilden einen Beleg dafür, dass die Bildung endemischer Arten gehindert wird durch regelmässige Kreuzung mit den Artgenossen des ursprünglichen Wohngebietes, denn obgleich 1200 Kilometer vom Festland von Nordamerika entfernt, also etwas weiter noch als die Gallapagos von Südamerika, besitzen sie doch keine einzige endemische Vogelart, und wir werden dies ohne Zweifel damit in Verbindung bringen dürfen, dass hier ein regelmässiger Besuch der Wandervögel des Continents in jedem Jahre stattfindet.

Auch Madeira bestätigt unseren Schluss, denn nur eine von den 99 dort vorkommenden Vogelarten kann als eine endemische betrachtet werden, und man hat oft beobachtet, dass Vögel von dem nahen (nur 240 Kilometer entfernten) afrikanischen Festland dorthin verschlagen werden. Landschnecken dagegen werden nur sehr selten durch Vögel nach Madeira gelangen, und dementsprechend begegnen wir dort einer auffallenden Menge endemischer Landschnecken, nämlich 109 Arten.

So sehr nun auch diese und ähnliche Thatsachen darauf hindeuten, dass Isolirung die Bildung neuer Arten begünstigt, so würde man doch fehl gehen, wollte man sich vorstellen, dass jede Isolirung einer Artkolonie schon ihre Umprägung zu einer neuen Art bedingte, oder gar, wie es zuerst Moritz Wagner und später Dixon und Gulick ausgesprochen haben, dass Isolirung die unerlässliche Vorbedingung zur Abänderung der Arten sei, dass nicht Selektion, sondern allein Isolirung die Umwandlung einer Art, also ihre Spaltung in mehrere Formen ermögliche. Romanes wandte dann die Sache so, dass er die Darwin-Wallace'sche Naturzüchtung als eine Unterart der Isolirung auffasste, und Isolirung in ihren verschiedenen Formen, wie er sie verstand, als das einzige Art-bildende Prinzip hinstellte. Er nahm an, dass nur durch Beseitigung solcher Individuen, welche nicht abänderten, der stete Rückschlag zur Stammart verhindert werden könne, und sah die Wirkung von Selektionsprozessen in der durch Beseitigung minder passender Individuen bewirkten »Isolirung« der besser passenden. Der Gedanke ist insoweit richtig, als ja unzweifelhaft Selektion eben gerade dadurch der günstigen Abänderung zum Sieg über die alte Form verhilft, dass diese Letztere als minder günstig gestellt im Kampf ums Dasein nach und nach immer vollständiger unterliegt und ausgemerzt wird, dass also wie durch örtliche

Isolirung eine stete Vermischung der neuen Form mit der alten verhindert wird; offenbar könnte die neue, bessere Form nicht zur herrschenden, ja nicht einmal zu einer dauernden werden, wenn sie stets wieder mit der alten vermischt würde. Ob es aber zweckmässig ist, dies unter den Begriff der Isolirung zu bringen und zu sagen, die Vermischung mit der Stammform werde bei Umwandlung durch Naturzüchtung dadurch verhindert, dass die günstig Abändernden eben durch ihre Überlegenheit isolirt würden von den unterliegenden, d. h. dem Untergang geweihten Nichtabgeänderten, ist doch wohl zweifelhaft; ich wenigstens möchte lieber an dem ursprünglichen Sinn des Wortes festhalten und unter Isolirung nur das räumliche Getrenntsein einer Artkolonie verstehen.

Ob dieses nun für sich allein schon eine ebenso wirksame Verhinderung der Vermischung mit der Stammform bildet, als Selektion sie bewirkt, und weiter, ob Isolirung allein für sich schon zur Bildung neuer Formen führen kann, oder vielleicht sogar führen muss, wäre jetzt zunächst zu untersuchen.

In dieser Frage stehe ich heute noch auf dem nämlichen Standpunkt, den ich schon vor nahezu 30 Jahren einnahm, als ich in einer kleinen Schrift[1] zu zeigen suchte, dass in der That unter günstigen Umständen die einzelne Variation einer Art zur Stammmutter einer Lokalvarietät werden kann, falls sie auf isolirtes Gebiet geräth. Gesetzt eine Insel hätte noch keine Tagfalter, und es würde nun eines Tages ein normales befruchtetes Weibchen einer Art vom Festland aus durch Stürme dorthin getrieben, fände geeignete Lebensbedingungen dort vor, legte ihre Eier ab und würde so zur Gründerin einer Kolonie, so läge in der Verhinderung steter Kreuzung dieser Kolonie mit der festländischen Stammart an und für sich noch kein Grund dafür, dass die Kolonie zu einer Varietät sich umbilden sollte. Gesetzt nun aber, die betreffende Gründerin der Kolonie wiche in irgend einer bedeutungslosen Kleinigkeit der Zeichnung, wie sie durch Germinalselektion entstehen kann, von der Stammart ab, so würde sie diese Variation auf einen Theil ihrer Brut vererben, und es würde damit die Möglichkeit gegeben sein, dass auf der Insel eine Varietät sich festsetzte, die das Mittel aus den Charakteren der überlebenden Nachkommen sein müsste. Je mehr die Abweichung unter den ersten Nachkommen der Stammmutter überwöge, und je stärker diese abweichende Variationsrichtung wäre, um so grösser wäre auch die

[1] »Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung«, Leipzig 1872.

Aussicht, dass sie sich weiter fortsetzte und als eine erkennbare Abweichung von der Zeichnung der Stammart erhielte. Ich habe das damals die Wirkung der Isolirung durch Amixie genannt, d. h. durch die blosse Verhinderung der Kreuzung mit den Artgenossen des Stammgebietes.

Beispiele dazu liefern uns schon die Mittelmeer-Inseln Sardinien und Corsika, welche gemeinschaftlich neun endemische Varietäten von Schmetterlingen besitzen, von denen die meisten sich nur ganz unbedeutend von den Arten des Festlandes unterscheiden, immer aber ganz bestimmt und konstant. So fliegt auf diesen Inseln eine Abart unseres gemeinen kleinen »Fuchses« der Vanessa urticae, welcher zwei schwarze Flecken auf den Vorderflügeln fehlen, welche die Stammart besitzt: Vanessa ichnusa. Der »grosse Fuchs«, Vanessa polychloros, kommt dort auch vor, hat sich aber nicht verändert und führt noch dieselben beiden schwarzen Flecken. Auch der bei uns heimische kleine Grasfalter, Pararga megaera, auf steinigen heissen Grashalden, Steinbrüchen und Wegen häufig, fliegt in Sardinien, aber in der Abart »tigelius«, die sich nur durch das Fehlen einer feinen schwarzen Bogenlinie auf den Hinterflügeln von der Stammart unterscheidet.

Dass bei zwei nahe verwandten und ähnlich gezeichneten Arten, wie beim grossen und kleinen »Fuchs« die eine Art unverändert geblieben, die andere aber sich zur Abart umgestaltet hat, zeigt uns, dass Amixie allein nicht in jedem Falle zur Varietätenbildung führen muss. Man könnte ja freilich einwerfen, die eine Art könne schon seit längerer Zeit auf den Inseln eingewandert sein, als die andere, und es könnte direkte Wirkung des Klimas sein, welche hier zum Ausdruck käme. Wir haben aber andere, ähnliche Fälle, in denen die eine Art eines isolirten Gebietes abgeändert hat, die andere nicht, und bei welchen wir bestimmt nachweisen können, dass beide gleichzeitig isolirt worden sind.

Ich denke dabei an die polaren und alpinen Schmetterlinge, welche zur Eiszeit die Ebenen Mitteleuropas bewohnten und später bei Milderung des Klimas theils nach Norden in die Länder der arktischen Zone, theils aber nach Süden auf die Alpen hinauf der zunehmenden Wärme ausgewichen sind. Es gibt eine ganze Anzahl von Tagfaltern, welche beiden Gebieten heute angehören, und von diesen sind sich einige völlig gleich geblieben, so dass arktische und alpine Stücke nicht zu unterscheiden sind, andere zeigen leichte Verschiedenheiten, so dass man eine alpine und eine arktische

Varietät unterscheidet. Zu den Ersteren gehören z. B. Lycaena Donzelii und Lycaena Pheretes, Argynnis Pales, Erebia Manto und Andere, zu Letzteren Lycaena Orbitulus Prun., Lycaena Optilete, Argynnis Thore und einige Arten der Gattung Erebia.

Es kann sich hier nicht um direkte Wirkung allgemeiner klimatischer Einflüsse handeln, sonst müssten alle nahestehenden Arten einer Gattung abgeändert oder nicht abgeändert haben, auch nicht um Anpassungen, denn die Zeichnungsunterschiede beziehen sich auf die Oberseite der Flügel, welche wenigstens Schutzfärbungen bei diesen Faltern nicht besitzen. Es kann nur die Kreuzungsverhinderung selbst sein, welche etwa vorhandene Variationsrichtungen der isolirten Kolonie festhielt, während sie bei steter Vermischung mit allen übrigen Artgenossen wieder verwischt worden wären.

Noch ein Moment aber kommt hierbei wohl noch in Betracht. Solche alpine Schmetterlingsarten nämlich, welche im hohen Norden nicht genau mehr die gleichen geblieben sind, haben auch auf ihrem übrigen Verbreitungsgebiet Lokalvarietäten gebildet, während Arten, die auf den Alpen und im Norden ganz gleich geblieben sind, auch auf anderen isolirten Gebieten, z. B. auf den Pyrenäen, in Labrador oder dem Altai keine Abweichungen aufweisen. Die eine Art war also zur Eiszeit geneigt Lokalformen zu bilden, die andere nicht, und ich habe dies früher schon durch die Annahme zu erklären gesucht, dass die Erstere sich zur Zeit ihrer Wanderung und Trennung in verschiedene Kolonien in einer Periode erhöhter Variabilität befunden habe, die Letztere in einer relativ hohen Constanz-Periode. Sehen wir einstweilen ganz von den Ursachen der Erscheinung ab, so ist es doch sicher, dass es sehr variable und sehr konstante Arten gibt, und es leuchtet ein, dass Kolonien, die von einer sehr variabeln Art gegründet werden, kaum je völlig identisch mit der Stammart sein können, und das mehrere von ihnen, auch unter Voraussetzung völlig gleicher Lebensbedingungen auch untereinander verschieden ausfallen werden, denn keine der Kolonien wird alle Varianten des Stammgebietes in gleichem Verhältniss enthalten, sondern meist nur einige von ihnen, und das Mischungs-Produkt derselben muss schliesslich auf jedem Kolonie-Gebiet eine etwas andere Constanz-Form ergeben.

Wenn man heute diese Wirkung der Amixie künstlich nachmachen wollte, so brauchte man nur von den Strassen einer Grossstadt verschiedene trächtige Hündinnen aufs Geradewohl aufgreifen und jede davon auf einer noch nicht von Hunden bewohnten Insel aussetzen

zu lassen, so würde man auf jeder dieser Inseln eine besondere Hunde-Rasse entstehen sehen, auch wenn die Lebensbedingungen ganz dieselben wären. Setzte man aber statt dessen je ein Weibchen des russischen Wolfes aus, so würden die nun sich bildenden Wolf-Kolonien so wenig von der Stammart abweichen, als die russischen Wölfe untereinander abzuweichen pflegen — gleiches Klima und gleiche Lebensbedingungen vorausgesetzt.

Es gibt also eine Varietäten-Bildung blos durch Amixie, und wir werden sie nicht ganz gering achten dürfen, wenn wir bedenken, dass individuelle Variationen der Ausfluss von Schwankungen im Gleichgewicht des Determinantensystems des Keimplasmas sind, denen dasselbe immer mehr oder weniger unterworfen ist, und dass Variationen der Determinanten, seien sie nach Plus oder nach Minus gerichtet, die Tendenz in sich tragen, sich in der einmal eingeschlagenen Richtung zu steigern und zu bestimmten Variationsrichtungen zu werden. Auf isolirtem Gebiete müssen solche Variationsrichtungen sich ungestörter eine Zeit lang fortsetzen können, weil sie nicht so leicht durch Vermischung mit stark abweichenden Keimplasmen wieder unterdrückt werden.

Die Aussicht, dass solche in einigen Iden des Keimplasma durch Germinalselektion angeregte Variationsrichtungen sich erhalten und steigern werden, ist offenbar um so grösser, je ähnlicher die in Amphimixis sich verbindenden Keimplasmen sind. Nennen wir z. B. die variirende Determinante *Dv* und nehmen den günstigen Fall an, dass sie bei dem auf eine Insel verschlagenen Schmetterlings-Weibchen in drei Viertel aller Ide der befruchteten Eier vertreten sei, z. B. in 12 von 16 Iden, so werden von 100 Nachkommen erster Generation möglicherweise 75 oder mehr die Determinante *Dv* ebenfalls enthalten, und zwar theils in einer geringeren Zahl von Iden, theils in einer grösseren, als die Mutter, je nachdem die Reduktionstheilung günstiger ausfiel. Wenn nun die Paarung der Nachkommen wieder in günstigem Sinne geschieht — was ganz vom Zufall abhängt — so muss eine dritte Generation entstehen, die durchweg die Variante *Dv* enthält, und damit wäre die Fixirung dieser Abänderung auf der Insel eingeleitet, d. h. es wäre die Möglichkeit gegeben, dass die an Zahl bedeutend überlegenen Individuen mit einer Majorität von *Dv* nach und nach allein übrig blieben, indem sie durch stete Kreuzung mit der Minderzahl von Individuen, die nur *D* Determinanten besitzen, auch den Nachkommen Dieser ihre abgeänderten Ide beimischten, bis schliesslich Keimplasma mit lauter alten Iden nicht mehr vorkäme.

Es ist bei diesem Vorgang nicht nöthig auszunehmen, dass der erste Einwanderer bereits die Abänderung sichtbar besitze; wenn nur in der Mehrzahl seiner Ide sich eine in bestimmter Richtung abändernde Determinante befindet, so wird diese allmälig in Folge anhaltender Germinalselektion sich stärker verändern können, so dass eine äusserlich sichtbare Abänderung hervortritt. Dieselbe würde nicht hervorgetreten sein, wäre das betreffende Thier auf dem allgemeinen Wohngebiet der Art geblieben, denn hier wäre es von lauter normalen Keimplasmen umgeben gewesen, und seine direkten Nachkommen, auch wenn sie für die Entstehung einer Abänderung so günstig ausgefallen wären, wie wir es angenommen haben, würden sich nicht nur unter sich fortgepflanzt haben, was schon in der nächsten Generation die Herabsetzung der Anzahl der Ide mit *Dv* nur Folge hätte haben müssen.

Offenbar aber ist es bis zu gewissem Grad Sache des Zufalls, ob bei den isolirten Nachkommen die Variation, oder die Normalform Siegerin bleibt, denn es hängt ab von der ursprünglich in den befruchteten Eiern vorhandenen Zahl von Iden mit *Dv*, dann vom Zufall der Reduktionstheilung und schliesslich wieder vom Zufall, der gerade solche Individuen zur Paarung zusammenführt, welche eine Überzahl abgeänderter Ide enthalten. Die Wahrscheinlichkeit des Sieges der Variation wird in erster Linie durch die Stärke der Majorität abgeänderter Ide in den befruchteten Eiern der Stammeltern beruhen; ist diese eine ganz überwiegende, so ist auch die Aussicht günstiger Reduktionstheilungen und günstiger Paarungen eine überwiegende. Die Entstehung einer reinen Amixie-Varietät wird somit davon abhängen, dass die gleiche Variationsrichtung *Dv* in einer grösseren Anzahl von Iden des Stamm-Keimplasmas vorhanden war. Wir werden uns also nicht wundern dürfen, dass von den zahlreichen Tagfaltern Corsica-Sardiniens nur acht sich zu endemischen, wahrscheinlich amiktischen Varietäten umgebildet haben.

Wenn wir nun aber trotzdem so viele Arten oceanischer Inseln und sonstiger isolirter Gebiete als endemische erkennen, als autochthone, dort entstandene, so muss offenbar noch Anderes bei ihrer Bildung mitgewirkt haben, als die blosse Verhinderung der Kreuzung mit unveränderten Artgenossen. Nun können — wie wir gesehen haben — die durch Germinalselektion im Keimplasma entstandenen Variationsrichtungen in verschiedener Weise zur Herrschaft gelangen; einmal dadurch, dass klimatische Einflüsse sie begünstigen, dann aber dadurch, dass Personalselektion sie auf den Schild erhebt, sei es als Naturzüchtung oder als sexuelle Züchtung.

Da insulare Wohngebiete nicht selten auch besondere klimatische Bedingungen ihren Bewohnern entgegenbringen, so wird man von vornherein annehmen dürfen, dass gar manche der »endemischen« Arten klimatische Varietäten sind, allein in vielen Fällen reichen wir mit dieser Erklärung nicht aus. Wenn z. B. auf mehreren der Gallapagos-Inseln besondere Lokalformen einer Spottdrossel leben, so kann das nicht auf einer Verschiedenheit des Klimas beruhen, denn diese Inseln liegen nur wenige Kilometer auseinander und ähneln sich ausserdem in ihren Lebensbedingungen. Da aber die Unterschiede dieser Lokalformen sich vorwiegend beim männlichen Geschlecht zeigen in Gestalt unbedeutender Farbenabänderungen gewisser Theile des Gefieders, so wird man an sexuelle Züchtung denken müssen, die auf Grund von Germinalselektion auf manchen der Inseln ihren eigenen Weg gegangen ist. Sexuelle Züchtung operirt ja wohl vor Allem mit sporadisch auftretenden in irgend welchem Sinne auffallenden Charakteren. Gerade solche Abänderungen aber sind es, welche durch Germinalselektion hervorgerufen werden, sobald dieselbe längere Generationsfolgen hindurch ungestört ihren Fortgang nehmen kann. Solche Charaktere, z. B. abnorm gestaltete, oder gefärbte Federn an einem Vogel, neue Farbenflecken bei einem Schmetterling kommen zum Vorschein, wenn eine Determinantengruppe sich längere Zeit ungehindert, d. h. ohne als schädlich durch Naturzüchtung beseitigt oder durch Kreuzung verwischt zu werden nach derselben Richtung hin verändern kann. Gerade Dieses aber wird bei Isolirung eines Paars am leichtesten geschehen, und sobald der dadurch bewirkte auffallende Charakter einmal hervorgetreten ist, bemächtigt sich sexuelle Züchtung desselben, und sorgt dafür, dass alle Individuen, d. h. Keimplasmen, welche ihn besitzen, bevorzugt werden in Bezug auf Fortpflanzung.

Ich glaube deshalb, dass ein grosser Theil der endemischen Vogel- und Schmetterlings-Arten isolirter Gebiete ihren Grund in Amixie auf Grundlage von Germinalselektion hat, deren Resultate dann durch sexuelle Züchtung gesteigert wurden. Damit stimmt die Erfahrung, soweit ich sehe, denn zahlreiche der endemischen Vogelarten der Galapagos- und anderer Inseln unterscheiden sich nur oder hauptsächlich durch Färbung, und bei vielen sind vorwiegend die Männchen stärker verschieden.

Bei den Kolibris kann man auch ohne erneute Prüfung der Arten, ihrer Geschlechtscharaktere und ihrer Verbreitung sagen, dass die vielen endemischen Arten, welche die alpinen Regionen isolirter südamerikanischer Vulkane bewohnen, hauptsächlich in den Männchen und

in deren sekundären Geschlechtscharakteren voneinander abweichen. Die Familie der Kolibris ist eine rein neotropische, d. h. sie hat ihr Centrum in den Tropen der neuen Welt, und die bei weitem meisten der etwa 150 Kolibri-Arten kommen nur dort vor, ganz wenige gehen nach Norden als Zugvögel über den Tropengürtel hinaus und besuchen die Vereinigten Staaten bis Washington und New York hinauf. Wir wissen nun, dass viele der schönsten tropischen Arten nur ein ganz kleines Verbreitungsgebiet haben, dass viele nur auf einzelne Vulkane beschränkt sind, in deren Bergwäldern sie leben. Dort sind diese Arten isolirt, denn sie wandern nicht, und vertragen, wie es scheint, auch nicht das Klima der Ebenen, sondern sie verharren in ihren Bergwäldern und sind ohne Zweifel dort entstanden, und zwar, wie ich annehmen möchte, hauptsächlich durch Veränderung der Männchen mittelst sexueller Selektion. Wer die prachtvolle GOULD'sche Kolibri-Sammlung im British Museum in London gesehen hat, weiss, welche erstaunliche Mannigfaltigkeit von roth, grün, blau schillerndem Metallglanz diese Vögel darbieten, welche Contraste in der Zusammenstellung der Farben und welche Verschiedenheit in der Länge und Gestalt der Federn des Kopfes, des Halses, der Brust und besonders des Schwanzes. Da giebt es keilförmige, gerade abgestutzte, gerundete und tief eingeschnittene Schwänze, solche mit einzelnen langen, bartlosen Federn u. s. w. Alle diese Charaktere sind rein männliche und finden sich in den Weibchen höchtens in Andeutungen; bei keiner Art kommen die Weibchen auch nur entfernt den Männchen an Brillanz und Auszeichnung des Gefieders gleich oder auch nur nahe.

Ich glaube nicht, dass so zahlreiche Arten mit stark abweichendem Schmuckgefieder der Männchen sich hätten bilden können, wenn sie alle auf einem grossen, zusammenhängenden Wohngebiet gelebt hätten. Aber hier, vertheilt auf eine grössere Zahl isolirter Bergwälder konnten auf jeder dieser Inseln im Festland die zufällig durch Germinalselektion sich darbietende Schmuckfärbung oder Form-Auszeichnung sich steigern, ungestört durch stete Kreuzung mit Individuen des Stammgebietes und gefördert durch sexuelle Auslese.

So sind, wenn ich nicht irre, zahlreiche neue Arten in Folge von Isolirung entstanden, und es ist sehr wohl verständlich, dass mehrere neue Arten von ein und derselben Stammart ausgegangen sind, wie wir dies an den zwar nahe verwandten, aber doch konstant verschiedenen Arten von Spottdrosseln auf den verschiedenen Inseln der Galapagos-Gruppe vor Augen haben.

Eine Menge ähnlicher Beispiele könnten gegeben werden für

Vögel. So macht DIXON auf die Arten der Drosselgattung Catharus aufmerksam, von denen zwölf Arten in den Bergwäldern von Mexiko und Central-Amerika bis Bolivia leben, alle nur wenig voneinander verschieden und alle lokal getrennt. Sie kamen von der Ebene, zogen ins Hochland, wurden dort isolirt, und veränderten sich dann nicht mehr gemeinsam, alle in derselben Richtung, sondern je nach dem Auftreten zufälliger Germinalvariationen jede isolirte Gruppe in verschiedener Richtung; die eine bekam einen kastanienbraunen Kopf, die andere einen schiefergrauen Mantel, die dritte einen braunrothen u. s. w. Nach dem, was wir früher über die Bedeutung der sexuellen Selektion für die Trachten der Vögel gesagt haben, ist es wohl recht wahrscheinlich, dass dieselbe hier mitspielt.

Auch die Webervögel (Ploceus) Südafrikas stellen einen solchen Fall dar, jene kunstreichen, einer Amsel in Grösse und Gestalt ähnelnden Singvögel, deren beutelförmige Nester frei an Zweigen, gewöhnlich über dem Wasser aufgehängt sind, und mit ihrem ganz unten angebrachten Schlupfloch ihnen trefflichen Schutz gegen Nachstellungen gewähren. Diese Vögel nun haben sich auf dem Boden Südafrikas in zwanzig oder mehr Arten gespalten, deren Wohnplätze nicht scharf isolirt sind, deren Spaltung also kaum auf Isolirung allein beruhen kann. Worauf sie im Wesentlichen beruht, ist nicht schwer zu errathen, wenn man weiss, dass nur die Männchen schön gelb und schwarz gefärbt sind, die Weibchen aber durchweg eine grünliche Schutzfärbung besitzen.

So spielt auch nach meiner Überzeugung sexuelle Züchtung mehr oder minder stark mit bei der Entstehung jener zahlreichen endemischen Tagfalter-Arten, wie sie vor Allem den Inseln des malayischen Archipels eigen sind und der dortigen Schmetterlingsfauna ein so reiches Gepräge aufdrücken. Eine ganze Anzahl, ja die meisten der Typen grosser Papilioniden haben auf jeder der grösseren Inseln ihre eigene Art, eine Lokalform, die sich scharf und bestimmt von der der übrigen Inseln unterscheidet, meist in beiden Geschlechtern, am stärksten aber meist in dem viel brillanter gefärbten Männchen. So bildet jeder dieser Typen eine Gruppe von Arten, deren jede lokal beschränkt ist und meist dort entstanden, wo wir sie heute finden, obgleich natürlich die Ausbreitung einer dieser grossen und flugmächtigen Thiere von einer Insel nach der anderen keineswegs ausgeschlossen ist. Ich nenne als Beispiel die Priamus-Gruppe, die schwarzgelbe Helena-Gruppe, die blaue Ulysses-Gruppe und die vorwiegend grüne Peranthus-Gruppe.

Fragen wir nach den Ursachen dieses Auseinanderweichens der Formen und ihrer Verdichtung zu zahlreichen Arten, so liegt die Wurzel derselben hier, wie bei allen Umwandlungen in Germinalselektion und den aus ihr resultirenden Variationsrichtungen, ihre Fixirung aber werden wir als Resultat der Isolirung betrachten müssen, welche verhinderte, dass die Variationsrichtung, die zufällig auf der einen Insel sich ausbildete, durch Vermischung mit den Variationen anderer Inseln wieder rückgängig gemacht und verdrängt wurde. Dass aber sexuelle Züchtung sich solcher auffallender Farbenvariationen bemächtigte, und sie dadurch noch mehr steigerte, geht schon aus dem hier selten fehlenden Dimorphismus der Geschlechter hervor. Wenn auch die Weibchen nicht bewusst unter den Männchen wählen, so werden sie doch dasjenige unter mehreren zur Paarung zulassen, welches sie am stärksten erregt. Dies wird aber dasjenige sein, welches die schönsten Farben aufweist oder den lieblichsten Duft ausströmt, denn wir wissen ja schon von den Blumen her, wie empfänglich die Schmetterlinge für Beides sind.

Obgleich nun an allen diesen Artbildungen die Isolirung einen wesentlichen Antheil hat, so scheint es mir doch übertrieben, wenn manche Forscher die Spaltung einer Art ohne Eintreten von Isolirung nicht für möglich halten. Gewiss sind zahlreiche Art-Spaltungen durch Isolirung erleichtert, oft auch allein durch sie in ihrer heutigen Schärfe ermöglicht worden, aber es heisst doch, die Macht der Naturzüchtung gewaltig unterschätzen, wenn man ihr nicht zutraut, eine Art auf ein und demselben Wohngebiet an verschiedene Bedingungen anpassen zu können, und ich werde später noch in einem anderen Zusammenhang darauf zurückkommen. Doch sei gleich jetzt wenigstens kurz darauf hingewiesen, dass allein schon der Polymorphismus der sozialen Insekten den Beweis dafür liefert, dass eine Art lediglich durch Naturzüchtung, und auf ein und demselben Gebiet sich in mehrere Formen spalten kann.

Ich bin deshalb mit DARWIN und WALLACE der Ansicht, dass an der grossen Zahl endemischer Schnecken-Arten auf ozeanischen Inseln die Anpassung an neue Lebensbedingungen neben der Wirkung der Isolirung einen wesentlichen Antheil hat. Damit kommen wir auf das Zusammenwirken von Naturzüchtung und Isolirung. Wenn vor Jahrtausenden einmal als seltenster Zufall eine Achatina-ähnliche Schnecke durch Vögel nach den Sandwich-Inseln verschleppt wurde, so wird sie sich langsam

von dem Fleck, wo sie auf den Boden gelangte, über die noch gänzlich schneckenfreie Insel ausgebreitet haben, zunächst noch unverändert. Während dieser ihrer Ausbreitung wird sie aber vielfach auf Lebensbedingungen gestossen sein, die sie zwar nicht hinderte, auch dort einzudringen, denen sie aber doch nur unvollkommen angepasst war, und auf welchen Wohnstätten dann ein Umzüchtungs-Prozess seinen Anfang nehmen musste, der in der Bevorzugung günstig abändernder Individuen bestand, und der ruhig mittelst Personalselektion auf Grund der nie rastenden Germinalselektion seinen Verlauf nehmen konnte, unbehindert von dem etwaigen Nachschub noch unveränderter Artgenossen von den primären Wohnstätten auf der Insel her. Aber diese neuen Bedingungen waren nicht nur von denen des Stammlandes verschieden, sondern das Inselgebiet selbst bot wieder sehr verschiedene Bedingungen dar, denen sich die eingewanderte Schnecke im Laufe der Zeiten anzupassen bestrebt sein musste, soweit immer es ihre physische Natur zuliess. Landschnecken-Arten sind fast alle auf ganz bestimmte Lokalitäten, mit ganz bestimmten Kombinationen von Lebensbedingungen beschränkt, keine unserer einheimischen Arten kommt überall vor, sondern die eine im Wald, die andere im Feld, die eine auf dem Berg, die andere im Thal, die eine auf Gneissboden, die andere auf Kalkboden, die dritte auf fettem Humusboden, die vierte auf magerem Flusskies, die eine in Ritzen und Spalten zwischen feuchtem Moos, die andere an trocknen, heissen Lösswänden u. s. w. Wenn wir auch keineswegs dem Bau des Thieres ansehen können, inwiefern gerade dieser oder jener Aufenthaltsort der allein passende für diese oder jene Art ist, so werden wir doch mit Bestimmtheit behaupten dürfen, dass eine jede der Arten sich deshalb nur an diesem oder jenem Ort dauernd hält, weil ihr Körper den dort gegebenen Lebensbedingungen aufs genaueste angepasst ist und deshalb dort die Konkurrenz mit anderen Arten aus dem Feld schlägt.

So werden sich auch die Sandwich-Einwanderer im Laufe der Zeiten immer spezialisirteren Wohnplätzen angepasst, und sich also dabei in immer zahlreichere Formen, Varietäten und Arten, ja selbst in mehrere Gattungen gespalten haben.

Aber dies allein reicht zur Erklärung der Thatsachen noch nicht aus. Nach den verdienstvollen Untersuchungen von GULICK leben auf einer einzigen kleinen Insel der Sandwich-Gruppe auf der Insel Oahu, nicht weniger als 200 Arten von Achatinelliden mit etwa 600—700 Varietäten! Diese merkwürdige Zersplitterung der einst

eingewanderten Stammart wird von ihm als eine Folge der Isolirung jeder einzelnen Art und Varietät aufgefasst, und ich zweifle nicht, dass er damit für einen Theil dieser Formen im Rechte ist, ja dass bei allen Isolirung wenigstens mitspielt. GULICK, der lange auf der Insel gelebt hat, sucht nachzuweisen, dass die Wohnplätze aller dieser nahe verwandten Varietäten und Arten für Landschnecken wirklich isolirte sind; dass Vermischung der Schnecken des einen Thals mit denen des benachbarten ausgeschlossen ist, und dass die Varietäten der Arten um so stärker voneinander abweichen, je weiter ihre Wohnplätze auseinander liegen. Die Arten verschiedener Achatinelliden-Gattungen wohnen dagegen oft auf demselben Wohnplatz beisammen; sie vermischen sich ohnehin nicht mehr untereinander.

Obgleich ich den Angaben GULICK's volles Vertrauen entgegenbringe und seinen theoretischen Folgerungen einen hohen Werth beimesse, so glaube ich doch, dass seine Ansichten die Frage nach den Ursachen des merkwürdigen Formen-Reichthums an Landschnecken auf ozeanischen Inseln noch nicht erschöpfen. Nicht dass ich die relative und momentane Isolirung der Schneckenkolonien auf zahlreichen Punkten der einen Insel Oahu bezweifelte. Aber warum haben wir nicht in Deutschland dieselbe Erscheinung, oder in England oder Irland? GULICK kommt diesem Einwurf zuvor durch den Hinweis auf die eigenthümlichen Lebensgewohnheiten der Oahu-Schnecken. Viele der dortigen Arten sind reine Baum-Thiere, leben auf Bäumen und verlassen diese nicht, auch nicht zur Fortpflanzungszeit oder behufs Ablage der Eier, denn sie bringen lebendige Junge zur Welt. Aktive Wanderungen von Wald zu Wald scheinen dadurch ausgeschlossen, dass die Kämme der Berge von dünnerem Wald bestanden sind mit anderen Bäumen und trockner sonniger Luft, welche die den feuchten Schatten der tropischen Wälder liebenden Arten von Achatinella und Bulimella nicht ertragen. Auch über das offne Grasland an den Thalmündungen ist aktive Wanderung ausgeschlossen.

Man wird zugeben müssen, dass die Isolirung dieser Waldschnecken in ihren Thälern momentan eine hohe ist, und dass Vermischung zweier Kolonien derselben, die in zwei benachbarten Thälern wohnen, auf aktivem Wege und in der Zeit eines oder mehrerer Menschenleben nicht vorkommt. Man wird auch zugeben, dass unsere Landschnecken in Mitteleuropa auf ihren verschiedenen Wohnplätzen minder vollständig isolirt sind, dass sie z. B. durch aktive Wanderung von einer Waldseite des Gebirgs auf die andere

gelangen können, aber man wird dennoch die Frage wiederholen müssen, wie kommt es, dass auf Oahu jeder Wald, jeder Bergkamm u. s. w. seine eigne Varietät oder Art hat, während unsere Schnecken über weite Länderstrecken verbreitet sind, häufig ohne scharf gesonderte Lokal-Varietäten zu bilden. Die grosse Weinbergschnecke, Helix pomatia geht von England bis zur Türkei, also etwa über 3000 Kilometer hin und bewohnt auf diesem Gebiet viele Plätze, die gegeneinander als ebensogut isolirt gelten dürfen, wie die aneinander grenzenden Waldthäler Oahu's. Auf den Inseln des Kanals und der irischen See kommt sie auch vor und lebt dort unvermischt mit den Artgenossen des Festlandes. Aber auch auf diesem selbst wäre es leicht, hunderte ihrer Wohnplätze namhaft zu machen, auf denen sie ebenso geschützt vor Vermischung mit denen benachbarter Wohnplätze ist, als auf Oahu. Auch dort müssen die Schnecken ja einmal auf ihre heutigen Wohnplätze gelangt sein, vielleicht mehr auf indirektem Wege durch andere Thiere, aber dasselbe wird auch für die Schnecken eines Kontinents gelten, wie wir später noch genauer feststellen wollen. Nehmen wir jetzt einmal an, es sei so, und die Weinbergschnecke, Helix pomatia, oder eine andere weit verbreitete Schnecke sei auf vielen ihrer Wohnplätze relativ isolirt von den übrigen, so erhebt sich wieder die Frage, warum denn hier nicht auch Hunderte von verschiedenen wohl unterscheidbaren Varietäten sich gebildet haben, auf jedem isolirten Wohnplatz eine diesem eigenthümliche?

Offenbar muss auf den Sandwich-Inseln Etwas dabei mitgewirkt haben, was auf den kontinentalen Wohnbezirken von Helix pomatia fehlt, denn diese Art schwankt höchstens in der Grösse, ist aber sonst überall die gleiche, und die wenigen, sich vorfindenden Lokal-Varietäten von ihr sind unbedeutend. Ich möchte nun glauben, dass dieses »Etwas« in zwei Momenten liege, darin nämlich, dass auf bisher unbewohnten Inseln die einwandernde Schnecke in eine Periode der Variabilität gedrängt wird. Dies wird aber zunächst schon dadurch geschehen, dass Klima und die sonstigen Veränderungen der Lebensbedingungen eine allmälig sich steigernde Verschiebung in der Gleichgewichtslage ihres Determinantensystems hervorrufen wird, also ein Variiren in verschiedenen Richtungen und Merkmals-Kombinationen. Dazu wird noch die Wirkung von Naturzüchtung treten, welche die Einwanderer vielen verschiedenartigen neuen Lebenskreisen anzupassen sucht, die von Germinalselektion gelieferten neuen Variationsrichtungen also in verschiedener Weise steigert. Die Art geräth durch Beides zusammen-

genommen gewissermassen in Fluss, ganz ähnlich wie eine Art unter der Domestikation variabel wird, ebenfalls sowohl durch die direkte Wirkung veränderter Nahrung und sonstiger Bedingungen, als auch durch bewusst oder unbewusst ausgeübte Züchtungs-Prozesse. Daraus folgt, dass bei der allmäligen Ausbreitung der Schnecken über die Insel ähnliche Wohnplätze fast niemals von genau gleichen Einwanderern besetzt werden konnten, fast immer vielmehr von einer etwas verschiedenen Kombination der vorhandenen Variationen, so dass dann durch Amixie auf relativ isolirten Wohnplätzen auch verschiedene Konstanzformen im Laufe der Zeit daraus sich bilden mussten.

Das Alles stellt sich ganz anders bei der Ausbreitung einer neu einwandernden Schnecke auf ein Gebiet, das schon ganz, oder doch reichlich mit Schnecken-Arten besetzt ist. Lassen wir den ersten Variations-Faktor, verändertes Klima, einmal ganz aus, so wird eine solche Art gar keinen Grund zur Variation haben, weil sie ausser dem einen Lebenskreis, für den sie angepasst ist, keinen anderen unbesetzt findet; sie hat also keine Veranlassung, sich einem derselben anzupassen, und würde es in den meisten Fällen auch nicht können, weil sie auf jedem derselben einem überlegenen, weil bereits angepassten Mitbewerber gegenüber stünde.

Ähnlich wird die Sache sich verhalten, wenn eine Insel plötzlihc von der gesammten Schnecken-Fauna eines benachbarten Kontinentes aus dadurch bevölkert wird, dass sich eine Landverbindung mit ihm herstellt. War die Insel vorher noch schneckenfrei, so werden sämmtliche Arten des Festlandes nun dorthin gelangen können, soweit sie dort ihre Lebensbedingungen wiederfinden, werden aber auch die ihnen eigenthümlichen Lebenskreise vollständig für sich in Anspruch nehmen, so dass keine der anderen Mit-Einwanderer Anlass oder Möglichkeit hätte, sich neuen Lebenskreisen anzupassen, also zunächst variabel zu werden und sich in Varietäten zu spalten. Wäre Irland heute noch Schnecken-frei, und es stellte sich eine Landverbindung mit England her, so würde sich die Schneckenfauna Englands wahrscheinlich ganz unverändert nach Irland hinüberziehen, wie denn in der That die Fauna beider früher zusammenhängender Inseln nahezu die gleiche ist. Aus demselben Grund hat England nahezu dieselbe Landschnecken-Fauna wie Deutschland.

Dass aber umgekehrt das Variabelwerden einer einsamen Einwanderin auf jungfräuliches Gebiet geradezu ein Gesetz ist, zeigt uns Nichts besser, als die geographische Verbreitung der

Landschnecken, d. h. als die Thatsache, dass auf allen ozeanischen Inseln ein auffallender Reichthum an endemischen Arten sich vorfindet. Dass aber ihre Zahl um so grösser ist, je weiter die Insel vom Festland abliegt, deutet darauf hin, dass das Variabelwerden um so intensiver eintritt und um so länger anhält, je weniger Arten auf der Insel einwandern, je grösser also die Zahl der unbesetzten Lebenskreise war, welche den Nachkommen der einwandernden Art offen standen. Das ist ohne Zweifel der Grund, weshalb die Sandwich-Inseln nicht eine einzige Art besitzen, die auch anderswo vorkommt, wie denn auch das Auseinandergehen der unbekannten eingewanderten Stammform in viele Arten und mehrere (4) Unter-Gattungen darauf beruhen wird. Wahrscheinlich ist hier nur eine Art eingewandert, die nun völlig freies Feld dort vorfand und sich in ihren Nachkommen allen für Schnecken dort vorhandenen Lebenskreisen anpassen, und dabei in so zahlreiche und ziemlich stark abweichende Formen zerspalten konnte. Dass die Zahl verschiedener Formen bedeutend grösser ist, als die der Lebenskreise, dass also auf gleichen Wohngebieten, wie uns GULICK berichtet und eingehend begründet, wenn sie relativ gegeneinander isolirt sind, nicht die gleichen Formen, sondern verschiedene, wenn auch nahe verwandte Varietäten leben, das beruht eben darauf, dass von der einmal ins Variiren gerathenen Art überallhin eine verschiedene Gesellschaft von Variationen ausgesandt werden musste, die dann bei temporärer Isolirung zu besonderen Lokal-Varietäten sich mischte.

Ich glaube aber nicht, dass dies auf alle Zeiten so bleiben wird, vermuthe vielmehr, dass diese — sagen wir — stellvertretenden Varietäten sich im Laufe langer Zeiten an Zahl immer mehr verringern werden. Denn auf die Dauer hält die Isolirung einer einzelnen Thallehne, eines einzigen Waldes nicht vor, zufällige Verschleppungen werden im Lauf der Jahrhunderte so gut vorkommen, als sie im Beginn der Besiedelung isolirter Wälder stattgefunden haben müssen; Wälder werden ausgerodet oder durch geologische Veränderungen verschoben, Zusammenhänge stellen sich her, wo vorher Trennung herrschte, und nach einer weiteren geologischen Epoche wird die Zahl der stellvertretenden Varietäten und wohl auch der Arten erheblich abgenommen, die Ersteren werden zusammengeschmolzen, die Letzteren zum Theil zerstört sein. Schon jetzt spricht GULICK bedauernd von der Dezimirung seltener Lokalformen durch ihre Hauptfeinde, die Mäuse.

Wenn aber auch die Zahl der endemischen Formen auf Insel-

gebieten von dem Augenblick ihrer vollständigen Besetzung an abnehmen wird, so bleibt sie doch stets noch eine sehr hohe, wie denn heute noch Madeira 104 endemische Landschnecken-Arten besitzt, die Philippinen mehr als ganz Indien, und die Antillen ebensoviele, als der ganze amerikanische Kontinent.

Manche Naturforscher glauben, dass jede isolirte Varietät sich mit der Zeit weiter und weiter von ihren nächsten Verwandten entfernen müsse. Obwohl ich die Möglichkeit eines solchen Geschehens vollauf zugebe, indem ich ja selbst zu zeigen versuchte, dass einmal im Keimplasma entstandene Variationsrichtungen in derselben Richtung solange weiter gehen, bis ihnen von irgend einer Seite her Halt geboten wird, so sehe ich doch nicht, warum dies immer so sein müsste. Die auf fremdes Wohngebiet verschleppte Art braucht ja nicht immer schon besondere Variationsrichtungen im Keimplasma zu enthalten, und braucht auch nicht in jedem Falle zu solchen durch die neuen Bedingungen angeregt zu werden. Kennen wir doch Arten, die auf fremdem Gebiete eindrangen und die völlig unverändert den anderen eingesessenen Arten schon gewachsen, oder sogar überlegen waren. Solche Fälle sind von mancherlei Pflanzen und Thieren bekannt, die durch den Menschen absichtlich oder zufällig von einem in den anderen Kontinent verschleppt worden sind, und nun ohne irgend welche Abänderung sich auf dem neuen Wohngebiet ausbreiteten und festsetzten. Ich erinnere an die Nachtkerze, Oenothera biennis, deren Vaterland Virginien ist, deren schöne, grosse, gelbe Blumen aber heute an den meisten deutschen Flüssen prangen; längs deren sie auf dem kiesigen Boden stromaufwärts gewandert sind[1] — oder an das hässliche Unkraut, Erigeron canadense, welches heute in unseren Gärten kaum weniger häufig ist, als in Canada — oder an den Sperling, Passer domesticus, der in den Vereinigten Staaten zur Vertilgung der Raupen eingeführt wurde, sich aber dort mit Vorliebe auf die Plünderung der reichen Kornspeicher gelegt und in Folge der günstigen Lebensbedingungen sich dermassen vermehrt hat, dass er zu einer wahren Landplage geworden ist und alle erdenklichen Massregeln zu seiner Wiederausrottung hervorgerufen hat — bis jetzt ohne grossen Erfolg.

[1] Als dies niedergeschrieben wurde, waren die später zu besprechenden Untersuchungen von DE VRIES über das Variiren von Oenothera in Europa noch nicht erschienen. Das Beispiel ist deshalb wohl nicht zutreffend, wenn es auch wohl unentschieden ist, ob nicht etwa dieselben »Mutationen«, welche in Holland sich zeigten, auch in Amerika gelegentlich auftreten. Siehe den Schluss von Vortrag XXXIII.

In allen solchen Fällen ist die Einwanderung freilich noch nicht lange her, und es ist wohl möglich, dass nach längeren Zeiträumen dennoch irgend welche Abänderungen in dem neuen Vaterland sich einstellen werden, jedenfalls aber beweisen die Beispiele, dass eine eingewanderte Art auf dem neuen Wohngebiet sich ausbreiten kann, ohne sogleich abzuändern.

Demgemäss brauchen auch Arten, die von der Tertiärzeit her zwei Kontinenten angehören, seither nicht auseinander gegangen zu sein, wie wir denn z. B. 32 Arten von Nachtfaltern kennen, die Nordamerika und Europa gemeinsam sind und keinerlei Unterschiede aufweisen, während 27 andere Nachtfalter-Arten nach GROTE in Amerika durch sog. »vicariirende« Arten vertreten sind, d. h. durch solche, die auf dem einen oder dem anderen der beiden Wohngebiete, vielleicht auch auf beiden leicht abgeändert haben.

Fassen wir zusammen, so dürfen wir ohne Zweifel der Isolirung einen bedeutenden Einfluss auf die Artbildung zugestehen, wenn auch nur unter der Mitwirkung von Selektion in ihren verschiedenen Stufen und Arten, vor Allem Germinalselektion, Naturzüchtung und sexueller Selektion. Man kann ganz allgemein sagen, dass jede Stufe und Art von Selektionsprozessen um so leichter zur Umprägung einer Art führen wird, wenn sie mit Isolirung sich verbindet. So kann Germinalselektion kleine Abweichungen in Färbung und Zeichnung dauernd hervorrufen, wenn die Individuen, um die es sich handelt, auf isolirtes Gebiet gelangen. Dann werden solche Abänderungen sich ungestörter steigern, unter Umständen auch von sexueller Selektion noch weiter emporgeführt werden, und so zuerst das männliche Geschlecht allein, oft aber im weiteren Verlauf des Prozesses auch das weibliche verändert, und zuletzt die ganze Art umgestaltet werden. Schliesslich wirkt aber Isolirung wohl am stärksten dadurch, dass sie vereinzelte Sendlinge einer Art auf jungfräuliches Gebiet versetzt, auf dem nicht nur für diese eine Art, sondern für viele verwandte Arten noch unbesetzte Lebensstellen offen stehen, so dass die eindringende Kolonie sich allen diesen verschiedenen Lebensmöglichkeiten anpassen und zu einem ganzen Artenkreis sich gestalten kann. Wir sahen aber, dass der so entstehende Nachwuchs neuer Formen, seien es nun Varietäten, Arten oder gar Gattungen, die Zahl der verschiedenartigen dort sich bietenden »Stellen« im Haushalt der Natur noch weit übertreffen kann, wenn auf dem Inselgebiet selbst wieder relative Isolirung der verschiedenen Einwanderer-Gruppen eintritt, wie dies bei langsam beweglichen Thieren, wie Landschnecken,

leicht der Fall sein wird, oder bei kleinen Singvögeln, für die jede einzelne Insel eines kleinen Archipels ein relativ isolirtes Wohngebiet ist (Gallapagos).

So werden wir vollkommen die Bedeutung der lokalen Isolirung anerkennen, ohne freilich die Kreuzungs-Verhinderung mit den Artgenossen des Stammlandes für die alleinige Ursache dieser Bedeutung zu halten, oder gar Isolirung an Stelle der Selektionsvorgänge zu setzen. Die Letzteren, im weiten Sinne genommen, bleiben stets die unentbehrliche Grundlage aller Umwandlungen der Lebensformen, aber freilich wirken sie nicht nur als Personalselektion, sondern überall, wo es sich um indifferente Charaktere handelt, lediglich als Germinalselektion. Darin liegt der Weg zur Verständigung mit jenen Forschern, welche die Umwandlungen in erster Linie auf innere Entwicklungskräfte beziehen möchten. Alle Abänderungen müssen innere Ursachen haben, und ihr Verlauf muss von gesetzmässig wirkenden Kräften geleitet werden. Aber das aktuelle Zusammenwirken aller dieser Kräfte und Veränderungen ist nicht vorausbestimmt, sondern bis zu einem gewissen Punkt zufällig, indem aus den möglichen Entwicklungswegen immer nur die zur Ausführung kommen, welche in dem momentanen Spiel der zufällig zusammentreffenden Kräfte die Oberhand gewinnen — Begünstigung des Besseren vom kleinsten Lebenstheilchen des Keimplasmas an bis zum Kampf der Individuen und Arten.

XXXIII. Vortrag.

Entstehung des Artbildes.

Meine Herren! Unsere Betrachtungen über die Wirkungen, welche geographische Isolirung auf Umwandlung alter und Entstehung neuer Lebensformen haben kann, hat uns unvermerkt in eine weitere wichtige Frage hineingeführt, in die nach der Bildung der Arten, als mehr oder weniger scharf umgrenzter Formenkreise, und ich möchte den Übergang zu dieser Frage dadurch vermitteln, dass ich Sie mit einem weiteren Fall von Arten-Spaltung bei, oder wie man gewöhnlich sagt, »durch« Isolirung bekannt mache. Die durch ihre vortrefflichen Arbeiten auf so manchem Gebiet tropischer Thierwelt bekannten Forscher PAUL und FRITZ SARASIN haben in ihrem neuesten Werk interessante Befunde über die Landschnecken von Celebes veröffentlicht, welche zeigen, dass auf dieser Insel noch seit der späteren Tertiärzeit eine reiche Umbildung der Landschnecken vor sich gegangen ist. Eine Menge neuer Schneckenarten ist seitdem auf der Insel entstanden, und zwar, wie die Verfasser wahrscheinlich machen, in Zusammenhang mit einem Zurücktreten des Meeres, also einem stärkeren Emportauchen der Insel aus dem Meer, somit einer Vergrösserung der Oberfläche derselben. Die heutigen Landschnecken bilden nun vielfach zusammenhängende Formenketten derart, dass eine Reihe von Arten untereinander durch Zwischenformen verbunden ist, in Wirklichkeit also nicht aus getrennten Arten besteht, als welche die extremen Formen erscheinen würden, wenn man sie allein für sich ohne die verbindenden Zwischenglieder betrachten würde. Sie

verhalten sich ganz so, als ob eine Tertiärschnecke von irgend einem kleinen Wohnbezirk der Insel aus sich weiter verbreitet, und dabei sich entsprechend ihrer Entfernung vom Ausgangsort langsam und in bestimmter Richtung umgewandelt hätte. So werden wir den Befund auch auffassen müssen; wir haben hier örtlich nebeneinander, und zwar öfters in geradliniger geographischer Anordnung die einzelnen Etappen eines phyletischen Umwandlungsprozesses, der an verschiedenen Stellen verschieden weit vorgeschritten ist. Eine der längsten dieser Formenketten ist z. B. die der Nanina cincta, welche von Ost nach West über die Insel läuft und mit den kleinsten und zartesten beginnend, durch viele Zwischenstufen hindurch bis zu der riesigen forma limbifera aufsteigt. Solche Formenketten kannte man auch früher schon; KOBELT hat eine solche von der sizilianischen Landschnecken-Gattung Iberus beschrieben, und noch andere Fälle sind in der Litteratur enthalten, immer aber handelt es sich dabei um Wohngebiete, deren einzelne für Schnecken als isolirt gelten müssen, und die ausserdem von einem Ausgangsort her besiedelt wurden.

Es fragt sich nun, ob und wie wir uns die Entstehung solcher Formenketten erklären können. Die Vettern SARASIN berichten, wie sie zuerst versuchten, die Verschiedenheiten der einzelnen Glieder einer solchen Kette auf den verschiedenen Einfluss der äusseren Lebensbedingungen zurückzuführen, aber vergeblich; weder die Höhe über dem Meer, noch die Gesteinsart oder sonstige Verschiedenheiten schienen dazu auszureichen; ebensowenig Naturzüchtung, »denn warum sollte eine hohe, bienenkorbartig gewundene Obbaform für den Kampf ums Dasein besser oder schlechter ausgerüstet sein, als eine kleinere und flachere?« Gewiss! das verstehen wir nicht; dennoch aber scheint mir allein darin noch kein Grund zu liegen, warum wir Naturzüchtung nicht als eine der Ursachen des Auseinanderweichens dieser Arten geltend machen dürften, denn auch bei jeder anderen Verschiedenheit im Bau zweier Schneckenarten würden wir keine Antwort auf eine solche Frage geben können und zwar aus dem Grunde, weil wir viel zu wenig Einsicht in den biologischen Werth der Theile einer Schnecke haben. Oder wüsste Jemand zu sagen, welchen Nutzen eine Schneckenart davon habe, dass ihre Fühler etwas länger, ihr Fuss etwas schmäler, ihre Zunge mit etwas grösseren oder mit zahlreicheren Zähnen besetzt ist? Rathen konnte man ja Mancherlei, aber eine klare Einsicht, warum z. B. etwas längere Fühler gerade für diese Art besser waren, als für jene, sind wir ausser Stande zu geben, und doch werden wir nicht glauben wollen, dass der Bau der

Schnecken etwa weniger genau dem Leben jeder Art angepasst sei, als der irgend eines anderen Thieres; sicherlich setzen ihn Hunderte und Tausende von Anpassungen zusammen, wie den jeder anderen Thierart, aber während wir bei manchen anderen die Anpassungen, theilweise wenigstens, als solche erkennen, fehlt es bei den Schnecken daran beinahe vollständig. Wohl hat SIMROTH darauf hingewiesen, dass die spiralige, asymmetrische Schale in Zusammenhang steht mit der einseitigen Mündung der Begattungsorgane, aber das gäbe uns doch nur den allgemeinen Grund für die Aufrollung der Schale. Man denkt gewöhnlich bei den Verschiedenheiten der Schneckenschale nur an ihre äussere Erscheinung, an den Schutz, den sie den inneren weichen Theilen des verletzbaren Thieres gewährt, etwa auch an die Lastvertheilung, die bei hohem thurmförmigen Gehäuse eine andere ist als bei niedrigem flachen, vielleicht auch an die Hindernisse und Widerstände, denen die Schnecke beim Kriechen in Spalten und Löchern, oder im Pflanzengewirr begegnet, je nach der Gestalt der Schale, aber wäre es nicht ausserdem sehr denkbar, dass die Form des Gehäuses durch dessen Inhalt mitbestimmt wird? Wie schon RUDOLPH LEUCKART lehrte, kann man sich die Schnecke aus zwei Hälften zusammengesetzt denken, deren eine den Kopf mit dem Fuss darstellt, die andere den sog. »Eingeweidesack«; Erstere kann man die animale Hälfte nennen, weil sie hauptsächlich die animalen Organe des Thieres enthält: Nervencentren, fast die ganze Muskelmasse, Sinnesorgane. — Letztere die vegetative, da sie die Hauptmasse der Ernährungs- und Fortpflanzungsorgane einschliesst, Magen und Darm, die grosse Leber, das Herz, die Nieren, die Keimdrüsen u. s. w. Die vegetative Hälfte des Thieres allein ist stets im Innern des Gehäuses geborgen; sollte nun nicht jede stärkere Veränderung in den Grössenverhältnissen von Leber, Magen, Darm u. s. w. eine Veränderung in der Schalenweite und Gestalt, sowie in dem Auseinander- oder Zusammenziehen ihrer Windungen bedingen? und könnten solche Veränderungen nicht schon durch Veränderung der Nahrung nothwendig werden? Es ist nur eine Vermuthung, aber es scheint mir eine nicht unwahrscheinliche, dass die Gewöhnung an eine andere, etwa schwerer zerkleinerbare, schwerer lösbare und minder gehaltreiche Nahrung nicht bloss die Kiefer und die Zunge der Schnecke zur Umgestaltung veranlassen müsste, sondern auch den Magen und die Leber, den Darm und die Nieren, deren Thätigkeit doch in engstem Zusammenhang steht. Der Magen wird voluminöser werden müssen, die den Verdauungssaft liefernde Leber massiger u. s. w.

Ich will dieses hypothetische Beispiel nicht weiter führen, ich wollte nur daran erinnern, dass die Schneckenschale, deren Gestalt man gewöhnlich keine biologische Bedeutung beizumessen weiss, doch nichts Anderes ist, als ein Abguss des Eingeweidesacks, folglich abhängig von den Veränderungen desselben, die ihrerseits wieder von den Lebensbedingungen bestimmt werden. Den präzisen Nachweis für solche Vorgänge zu liefern, würde freilich heute noch unmöglich sein; kennen wir doch nicht einmal die Nahrung der einzelnen Schneckenarten sicher und genau, geschweige denn die Unterschiede in der Ernährungsweise zweier Varietäten, oder den Nährwerth der betreffenden Stoffe, oder gar die Veränderungen in Sekretion, Resorption, Assimilation und Exkretion, welche durch solche Unterschiede hervorgerufen werden müssen. Aber soviel vermögen wir doch immerhin einzusehen, dass schon allein Veränderungen in der Ernährung neue Anpassungen hervorrufen müssen in Grösse, Beschaffenheit und Zusammenpassung der inneren vegetativen Organe, und die Möglichkeit ist nicht abzuweisen, dass dadurch die Gestalt und Grösse der vegetativen Hälfte des Thiers, und somit auch sein Abguss, die Kalkschale, verändert werden kann[1]. Darin also, dass wir z. B. die Bienenkorb-Gestalt einer Obba nicht als Anpassung erkennen, liegt noch kein Beweis, dass sie nicht doch eine solche ist. Aber nehmen wir einmal einstweilen an, sie sei keine, und lasse sich also ebensowenig, als die anderen Veränderungen der Celebes-Formenketten auf Naturzüchtung beziehen, so können wir weiter ohne Zweifel zugeben, dass dieselben auch nicht auf sexuelle Züchtung zu beziehen sind, und noch weniger etwa auf ein »inhärentes Vervollkommnungsprinzip«, nicht nur, weil hier von »Vervollkommnung nicht die Rede sein kann, sondern weil ein solches mystisches Prinzip ausserhalb der Naturforschung und ihrer Erklärungs-Prinzipien liegt«.

[1] Dass diese Vermuthung nicht unberechtigt war, ersehe ich aus einer in jüngster Zeit erschienenen Arbeit SIMROTH's »über die Raublungenschnecken« (Naturwissenschaftliche Wochenschrift« vom 8. und 15. Dezember 1901). In dieser weist der in der Biologie der Schnecken erfahrene Forscher gerade darauf hin, wie die Änderung der Nahrung mancherlei Anpassungen im Bau des Nahrungsrohrs hervorrufen kann, die dann ihrerseits wieder die Schale zur Abänderung zwingen. So ist bei einer einheimischen kleinen Schnecke, Daudebardia, der Schlundkopf in Anpassung an die räuberische Lebensweise gewaltig in die Dicke und Länge gewachsen, so dass Kopf und vorderer Theil des Körpers nicht mehr in die Schale zurückgezogen werden können. Dadurch, und zugleich durch die Gewohnheit, die Regenwürmer in ihre Röhren zu verfolgen, ist die Schale ganz nach hinten und schräg nach unten gerückt, und hat zugleich ihre Gestalt erheblich verändert, wie man heute noch durch Vergleichung der Jugendform mit der erwachsenen Schnecke sehen kann.

Dass aber solche Umwandlungen in bestimmter Richtung aus der zeitweise von Neuem sich verschiebenden Gleichgewichtslage im Innern des Keimplasmas, aus Germinalselektion also, hervorgehen können und müssen, haben wir ja längst besprochen.

Wenn also auch die Form-Umwandlungen, um welche es sich hier handelt, wirklich keinen biologischen Werth hätten, so würden sie doch ganz wohl allein durch Germinalselektion zu Stande kommen können, und nur Eines bliebe dabei unklar, nämlich, warum denn die verschiedenen Etappen des Verbreitungsweges einer Art auf verschiedenen Stadien der Entwicklung sich befinden, und nicht alle auf derselben? Warum haben sich nicht alle umgewandelt, warum sind einige der Kolonien der Stammform nahe geblieben, andere verändert zwar, aber nur wenig, wieder andere stark? Darauf vermag keine etwa anzunehmende innere Entwicklungskraft Antwort zu geben, und nur Germinalselektion in Verbindung mit Isolirung vermag uns eine Erklärung dafür zu liefern, da die internen Vorgänge im Keimplasma sehr wohl in der einen Kolonie anders verlaufen können, als in der anderen. Dennoch möchte ich gerade aus den Verschiedenheiten der Einzelkolonien dieser Formenketten darauf schliessen, dass doch auch Naturzüchtung in dem angedeuteten Sinn einen Antheil an der Schaffung dieser Schnecken-Varietäten hat.

Solche Formenreihen sind besonders dadurch interessant, dass wir bei ihnen den Artbildungsprozess in seinen verschiedenen Etappen örtlich nebeneinander, also gleichzeitig vor Augen haben. Sie stellen gewissermassen einen horizontalen Ast am Stammbaum des Thierreichs dar, wie die beiden Forscher sich treffend ausdrücken, d. h. eine Reihe auseinander hervorgegangener Arten, welche sich nicht ablösen, sondern welche alle zur selben Zeit lebensfähig sind, also gleichzeitig, aber auf verschiedenen Wohngebieten existiren; es sind örtlich, nicht zeitlich angepasste Arten. Ganz ähnlich verhält es sich mit den Schnecken anderer isolirter Gebiete, nur dass dort gewöhnlich die Ketten von Formen nicht einfach sind, sondern mehrfach gespalten, so dass also von einer Stammform mehrere Formenketten ausgehen, und jede derselben unter Umständen sich selbst wieder in zwei oder mehr auseinandergehende Reihen spalten kann. Die grosse Menge verwandter Arten auf Madeira, oder den Sandwich-Inseln zwingt zu solcher Annahme, wenn sich auch die Verzweigung der Stammbäume nicht mehr sicher nachweisen lässt.

Gerade diese Zersplitterung der Formen auf einem vielfachen

Inselgebiet zeigt uns wieder, dass nur Germinalselektion die Grundlage aller Umbildungen sein kann, nicht aber, wie frühere Forscher, besonders die Botaniker NÄGELI und ASKENASY wollten, eine besondere, den Organismen innewohnende treibende Entwicklungskraft. Gäbe es eine solche, so müsste sie eine Art stets in einer Richtung forttreiben, also stets so wie die SARASIN'schen Formenketten, es könnten aber nicht Spaltungen oder gar geradezu Zersplitterungen der Arten zu Stande kommen. Leicht dagegen versteht man das Letztere bei Germinalselektion, denn das Keimplasma enthält viele Ide und Determinanten, und jede derselben kann neue Variationsrichtungen eingehen, die eine Kolonie kann sich also nach dieser, die andere nach jener Richtung hin verändern, und eine grosse Mannigfaltigkeit isolirt wohnender Formen muss oder kann doch die Folge sein, wie wir solche auf den Sandwich-Inseln vor uns sehen.

Bleiben wir aber noch einen Augenblick bei den SARASIN'schen Celebes-Schnecken stehen, so haben wir hier Formenreihen vor uns, bei welchen der gewöhnliche Artbegriff versagt, denn sie enthalten Varietäten, deren Extreme soweit voneinander verschieden sind, wie sonst nur selbstständige Arten, die aber dennoch nicht selbstständig sind, sondern durch eine, oft auch durch mehrere Zwischenformen derart miteinander verbunden, dass man nur gewaltsam durch einen willkürlichen, hier oder dort geführten Schnitt sie in zwei oder mehr »Arten« trennen könnte. Die Erscheinung selbst ist uns nicht neu; wir haben ja gesehen, dass schon LAMARCK und TREVIRANUS solche durch Übergänge verbundene Formenkreise zu ihrem Ansturm auf die alte Schöpfungstheorie benutzten, indem sie an ihnen nachzuweisen suchten, dass der Begriff der Art ein künstlicher sei, der von uns in die Natur hineingetragen werde, nicht aber in der Natur selbst schon liege, dass die Lebensformen nur scheinbar etwas Festes und Scharfbegrenztes seien, in Wirklichkeit aber in langsamem Fluss begriffen. So schöne, scharf beweisende Beispiele hatte man damals noch nicht, aber man konnte doch schon sagen, dass es um so leichter sei, eine neue Art zu machen, je weniger Exemplare man davon vor sich habe, um so schwerer, je zahlreichere, und dies deshalb, weil mit der Zahl der Individuen, besonders wenn sie von einem grossen Wohnbezirk herstammen, auch die Zahl und Mannigfaltigkeit der Abweichungen zunimmt, so dass man bei manchen schliesslich ebensowenig, wie bei den Celebes-Schnecken irgendwo in den Reihen einen Schnitt zu machen und eine neue Art beginnen zu lassen wagt.

Es gibt nun aber doch zahlreiche Thier- und Pflanzen-Formen,

welche so starke Abweichungen nicht zeigen, sondern vielmehr eine so grosse und bis ins Einzelne gehende Übereinstimmung der Individuen, dass auf sie der Begriff der Art sehr wohl anwendbar scheint. Wir wären gewiss sehr thöricht, wenn wir ihn aufgeben wollten, da wir sonst jede Möglichkeit der Orientirung in der ungeheuren Formenfülle der Natur verlieren würden, wir werden uns aber bewusst bleiben, dass auch solche »typische« Arten nur unserem zeitlich kurzsichtigen Auge als solche erscheinen, dass sie aber von der Vergangenheit her durch eben solche allmälige Übergänge mit früher lebenden »Arten« verbunden sind, wie die Celebes-Schnecken heute als gleichzeitig lebende untereinander zusammenhängen. Die Lebewelt dieser Erde stellt eben zu jeder Zeit nur einen »Querschnitt des Stammbaumes« seiner Organismenwelt dar, und je nachdem die einzelnen Äste desselben mehr senkrecht in der Zeit emporstreben, oder aber mehr wagrecht sich verbreiten, bekommen wir das Bild typischer, scharfumgrenzter Arten, oder das von Formenkreisen oder Formenketten. Im ersten Fall war die Neubildung von Arten mit dem Aussterben der Stammarten verbunden, und die Zweigenden eines Ästchens stehen heute scheinbar isolirt und scharf begrenzt nebeneinander, im anderen hat sich nur ein Theil der Stammform umgewandelt, und der andere lebt gleichzeitig mit seinem Abkömmling weiter und wiederholt vielleicht später noch den Prozess der Abspaltung eines veränderten Abkömmlings.

Für die successive Form der Artumwandlung haben die letzten dreissig Jahre mehrfache paläontologische Belege gebracht. In ruhig abgelagerten, horizontal übereinander liegenden Schichten der Erdrinde hat man wiederholt die ganze phyletische Entwicklung einer Gruppe von Schneckenarten erhalten gefunden, historisch geordnet, die ältesten in den tiefsten Lagen, die jüngsten in den obersten, und die zahlreichen und oft stark voneinander abweichenden »Arten« einer bestimmten Lagerstätte miteinander verbunden durch Übergangsformen der Zwischenschichten. Der Zeit nach betrachtet sind also auch diese Arten keine »typischen«, sondern in Fluss befindliche Formenkreise.

Die schönsten solcher Fälle sind vor Allem die Planorbisarten des kleinen Steinheimer Seegrundes auf der rauhen Alb, die Paludinenschichten Slavoniens und die Ammoniten verschiedener Gruppen.

Die Fälle sind so oft schon besprochen und dargestellt worden, dass ich nur das Nothwendigste darüber sagen will.

Die Steinheimer Schneckenschichten sind zuerst von Hilgendorf (1866) in descendenztheoretischem Sinne untersucht

worden. Er unterschied 19 verschiedene Varietäten, die er, da sie alle durch zeitliche Übergänge miteinander verbunden sind, unter dem einen Namen Planorbis multiformis zusammenfasste. Zu Millionen erfüllt diese kleine Schnecke in ihren Schalen viele Schichten des ehemaligen Seebeckens von Steinheim, und zwar in so geordneter und regelmässiger Übereinanderlagerung, dass die Aufstellung eines Stammbaumes derselben zwei Beobachter, die unabhängig voneinander und zu verschiedener Zeit darüber arbeiteten, in nahezu derselben Weise gelang. Nach ALPHEUS HYATT, dem späteren Untersucher, stammen alle Formen von einer Stammform, Planorbis laevis, von welchem dann vier verschiedene Descendentenreihen ausgegangen sind, von denen die eine sich wieder in drei Unterreihen gespalten hat. Alle einzelnen Glieder dieser Reihen sind durch Übergänge miteinander verbunden und zwar so, dass immer eine längere Zeit der Formenconstanz in eine kürzere Umwandlungsperiode übergeht, aus der dann wieder eine konstante Form hervorwächst.

Wir sehen also, dass der Begriff der Art in gewissem Sinn ein völlig berechtigter ist; wohl begegnen wir zu gewissen Zeiten einer Auflösung des festen Arttypus, die Art wird variabel, aber bald klärt sich der Formen-Wirrwarr wieder, und es gestaltet sich daraus eine neue, festere Form, eine neue Art, die nun lange Generationsfolgen hindurch dieselbe bleibt, bis auch sie wieder ins Schwanken geräth und sich zu einer neuen Art umbildet. Legten wir Querschnitte durch diesen Stammbaum in verschiedener Höhe desselben, so würden wir immer mehreren wohlbegrenzten Arten begegnen, die örtlich keine Übergänge erkennen lassen, nur in den Übergangsschichten fänden wir solche.

Die Frage nun, welche jetzt zu besprechen wäre, ist die, wie es kommt, dass relativ scharfumschriebene Arten existiren, die zwar nach rückwärts mit Stammformen zusammenhängen, unter sich aber ein geschlossenes, mehr oder minder gleichartiges Individuen-Heer darstellen. Wie erklärt es sich, dass uns das Bild der Art überall wieder entgegentritt, nicht aber eine Unendlichkeit von Einzelformen, die nach allen Richtungen hin miteinander zusammenhängen.

Ohne Weiteres würde sich das erklären, wenn eine phyletische Entwicklungskraft die Lebensform zwänge, sich im Laufe der Generationen in bestimmter Weise zu verändern und zu einer neuen Form umzugestalten. Der ganze Stammbaum der Organismenwelt dieser Erde wäre dann schon im niedersten Moner derart potentia enthalten

gewesen, dass, wenn Zeit und die unentbehrlichsten allgemeinen Lebensbedingungen gegeben waren, eben gerade diese Lebewelt daraus resultiren musste. Als der Erste hat NÄGELI diese Ansicht ausgesprochen und scharf durchgeführt, indem er sich nicht scheute, geradezu alle Selektionsprozesse zu leugnen und die ganze Entwicklung als einen durch diese phyletische Kraft bedingten Prozess hinzustellen, der auch dann diese thatsächlich entstandene Lebewelt hervorgebracht haben würde, wenn die Lebensbedingungen zu den verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte andere gewesen wären. Ich habe von jeher diese Auffassung bekämpft, ohne aber zu übersehen, dass sie sich auf Thatsachen stützte, die ihr — damals wenigstens — eine gewisse Berechtigung verliehen; man konnte nicht über sie hinweggehen, ohne die stützenden Thatsachen in anderer Weise zu erklären. Nach NÄGELI vertrat der Botaniker ASKENASY diese Ansicht von einer »bestimmt gerichteten Variation«, welche die neuen Formen hervorruft, und in neuerer Zeit waren es besonders ROMANES und HENSLOW sowie EIMER, welche ähnliche Ansichten aussprachen und — wenn sie auch Selektionsprozesse nicht geradezu in Abrede stellten — doch ihre Bedeutung erheblich herabsetzten, und den phyletischen Stammbaum der Organismenwelt wesentlich auf andere, innere Ursachen bezogen.

Wie schon NÄGELI selbst, so machten auch seine Nachfolger geltend, dass Naturzüchtung nicht die Ursache der Entwicklung und der Aufeinanderfolge bestimmter Arten sein könne, weil gerade die Unterschiede, welche Art von Art trennen, nicht adaptiver Natur seien, also nicht auf Selektion beruhen könnten; wenn aber der Schritt von einer Art zur nächstfolgenden nicht auf Anpassung beruhe, dann könnten auch die grösseren Schritte zu Gattungen, Familien, Ordnungen nicht auf sie bezogen werden, da ja diese auch nur auf weiter fortgesetzter Artspaltung beruhend zu denken sind. Gattungen, Familien und alle höheren Gruppen mussten wir ja auch als konventionelle Begriffe erkennen, nicht als etwas in der Natur selbst schon Vorhandenes. Schon TREVIRANUS und LAMARCK machten geltend, dass die Grenzen zwischen Gattungen ebensosehr von unserem Ermessen, unserer Willkür abhängen, als diejenigen zwischen Arten; alle Formen hängen ja ursprünglich, wenn auch nicht immer heute noch zusammen, und wenn wirklich die Arten sich nicht durch adaptive Merkmale unterschieden, dann könnten es alle übrigen Abtheilungen unseres Systems auch nicht, weder Ordnungen noch Klassen, denn sie beruhen alle ursprünglich auf Artumwandlung. Es

war deshalb durchaus konsequent von NÄGELI, wenn er die Triebfeder der organischen Entwicklung nicht in der Anpassung, sondern in einer unbekannten Entwicklungskraft suchte, und Anpassung als Folge von Selektion überhaupt nicht gelten liess, vielmehr nur in LAMARCK'schem Sinn als direkte Wirkung der äusseren Bedingungen und als einen völlig untergeordneten Faktor der Formen-Umwandlung.

NÄGELI bereits, und ebenso seine modernen Nachfolger denken sich die phyletische Entwicklung als beruhend auf einem bestimmt gerichteten, aus innern Ursachen erfolgenden, zu bestimmter Zeit eintretenden Variiren, welches mit Nothwendigkeit die bestehende Form in eine neue überführt. Die Art ist ihnen gewissermassen ein Lebenskrystall, um mit HERBERT SPENCER zu reden, eine Gleichgewichtslage lebender Substanz, die von Zeit zu Zeit sich verschiebt, um in eine neue Gleichgewichtslage überzuspringen, d. h. sich in eine neue Art umzuwandeln, etwa vergleichbar den Bildern eines Kaleidoskops. Dann ist also die Art etwas innerlich Bedingtes, was so sein muss, wie es ist, und nicht auch anders sein könnte, ganz wie ein Krystall, der eben in diesem System krystallisirt und nicht in einem anderen; er muss so sein, oder überhaupt nicht sein. Wir würden von diesem Gedanken aus leicht verstehen, dass die Tausende und Millionen von Individuen einer Art alle im Wesentlichen übereinstimmen, dass ein Artbild besteht.

Aber der Gedanke ist schwerlich ganz richtig, wenn ihm auch etwas Richtiges zu Grunde liegt, insofern selbstständig entstandene Keimesabänderungen in der That die letzte Wurzel aller Umwandlungen sind. Allein die Art ist nicht blos das Resultat dieser inneren Vorgänge, ja nicht einmal in erster Linie, sie ist nicht das Resultat einer inneren, bestimmt gerichteten Entwicklungskraft, mögen wir uns eine solche auch in rein wissenschaftlichem, mechanischem Sinn ausdenken, nicht in mystischem. Meiner Ansicht nach ist die Art nicht in dem Sinn ein Lebenskrystall, dass sie aus rein inneren Gründen, wie ein Bergkrystall vermöge ihrer physischen Beschaffenheit so und nicht anders gestaltet sein muss, die Art ist vielmehr in erster Linie ein Complex von Anpassungen, von modernen, eben erst erworbenen, und von ererbten, altüberkommenen, ein Complex, der sehr wohl auch anders hätte sein können, und der anders hätte sein müssen, falls er unter dem Einfluss anderer Lebensbedingungen entstanden wäre.

Aber freilich sind die Arten nicht lediglich Anpassungscomplexe, sondern zugleich auch blosse Variationscomplexe, deren einzelne

Bestandtheile nicht alle Anpassungen sind, nicht alle also die Grenze von Gut und Schlecht erreichen. Vom Boden der freien, zufälligen Variation wachsen alle Abänderungen hervor, wie alle Pflanzen des Waldes aus dem Waldboden, aber nicht alle wachsen zu Bäumen empor, den Anpassungen, die den Charakter des Waldes, d. h. der Art wesentlich bestimmen, viele bleiben klein und niedrig, wie die Moose, Gräser und Kräuter, und auch diese haben einen Antheil an dem Charakter des Waldes, wenn auch einen untergeordneten, der aber dennoch bestimmt, wenn auch bis zu einem gewissen Betrag von jenen hohen Pflanzen abhängig sein wird.

Nach meiner Ansicht beruht alle Abänderung auf einer Verschiebung der Gleichgewichtslage im Determinantensystem, wie solche aus lokal intragerminalen oder aus allgemeinen Ernährungsschwankungen hervorgehen müssen, kleinere oder grössere Determinantengruppen ergreifend und durch sie Variationen kleineren oder grösseren Betrags hervorrufend, und zwar bestimmt gerichtete und aus inneren Gründen die einmal genommene Richtung beibehaltende Variationen, wie wir dies in dem Abschnitt über Germinalselektion kennen gelernt haben. Diese Variationen nun bilden die Bausteine, aus welchen unter der Leitung von Personalselektion ein neues Artbild, d. h. ein neuer Complex von Anpassungen hervorgerufen werden kann, in welches Bild vielfach indifferente Charaktere mit eingewoben sind als ebenso konstante Merkmale der Art, wie die Anpassungen.

Die Gegner der Selektionstheorie haben das Letztere oft gegen dieselbe geltend gemacht, aber sobald man das Prinzip der Selektion nicht auf die »Personen« beschränkt, sondern auch auf die niederen Kategorien von Lebenseinheiten anwendet, lässt sich das Vorkommen indifferenter Charaktere ganz wohl verstehen. Als Beispiel solcher Merkmale weist HENSLOW neuerdings auf die Gentiana-Arten hin, deren Blumen bei der einen Art fünfspaltige Kronzipfel haben, bei der anderen vier- oder sechsspaltige, welchen Artcharakteren wir unmöglich einen biologischen Werth zuzuschreiben vermöchten. Sehr möglich, dass sie auch keinen besitzen; aber war denn nicht schon DARWIN der Meinung, dass viele Eigenthümlichkeiten der Form den »Gesetzen des Wachsthums und gegenseitiger Beeinflussung der Theile« zuzuschreiben seien, Kräften, welche er mit Recht nicht zur »Naturzüchtung« in seinem Sinn rechnete, welche wir aber heute als Ausdruck des Kampfes der Theile betrachten, der Intraselektion oder Histonal-Auslese? Diese ist es ja nach unserer Ansicht,

welche die Theile zum harmonischen Ganzen zusammenpasst, welche korrelative sekundäre Veränderungen den primären Anpassungen an die Lebensbedingungen folgen oder sie begleiten lässt, welche den Verlauf jeder Ontogenese in bedeutsamer Weise mitbestimmt, folglich ununterbrochen im Organismus thätig ist. Wir können sie nicht derartig durchschauen, dass wir im einzelnen Fall nachweisen könnten, warum bei diesem Enzian die Krone vierspaltig, bei jenem fünfspaltig ausfällt, aber wir können im Prinzip verstehen, dass alle nicht primäre Anpassungen einer Art unter dem zwingenden Einfluss der Intraselektion stehen. Und dabei brauchen wir uns heute nicht einmal zu beruhigen, denn diese Intraselektion ist auch — wie wir gesehen haben — im Keimplasma thätig, und es ist nur eine Consequenz aus dem Prinzip der Germinalselektion, wenn wir uns vorstellen, dass Abänderungen bestimmter Determinanten in Folge von Personalselektion im Keimplasma selbst schon korrelative Abänderungen anderer benachbarter oder irgendwie mit ihnen in Beziehung stehender Determinanten hervorrufen, und dass diese dann mit derselben Stabilität eintreten, wie die primären Abänderungen. Darin scheint mir ein wohl noch zwingenderer Grund zu liegen, dass biologisch werthlose Charaktere dennoch konstante Artmerkmale sein können. Correlation wirkt nicht nur im fertigen Organismus, sie besteht zu jeder Lebensperiode desselben vom Keim bis zum Tod, und was sie bewirkt, ist ebenso zwingend, als was durch Anpassung mittelst Personalselektion hervorgerufen worden ist.

So können wir auch verstehen, dass gleichgültige Charaktere nicht nur im einzelnen Id des Keimplasmas, sondern in einer grossen Majorität derselben übereinstimmend enthalten sein können, sobald wir sie abhängig denken von den durch Personalselektion festgestellten Charakteren, denn diese müssen ja in einer Überzahl von Iden enthalten sein.

Es gibt aber noch eine Ursache für das Stabilwerden gleichgültiger Charaktere, und das ist die Einwirkung allgemeiner verändernder Einflüsse auf alle Individuen der Art, wie sie viele Klima-Varietäten und wohl auch manche Cultur-Varietäten uns darbieten.

Wenn wir uns nun aber auch vollauf bewusst sind, dass aus den Tiefen des Keimplasmas fortwährend wieder neue minimale Variationen auftauchen, die biologisch gleichgültig dennoch zu Variationsrichtungen werden und sich bis zur Ausprägung sichtbarer Unterschiede steigern können, dass also allein durch Germinalselektion etwa

Schnecken-Varietäten, oder solche von Schmetterlingen oder von irgend einer anderen Thier- oder Pflanzenform entstehen können, so darf doch sicherlich keine Rede davon sein, dass darin allein, oder auch nur vorwiegend schon die Umprägung der Arten beruhe. Das war der Irrthum NÄGELI's, und war auch der seiner modernen Nachfolger, dass er seinem »Vervollkommnungsprinzip« das Wesentliche in der Richtung der ganzen Entwicklungsbewegung zuschrieb, während doch der ganze Bau aller Arten uns zeigt, dass sie so zu sagen ganz aus Anpassungen zusammengesetzt sind. Anpassungen aber können nicht, oder doch nur ganz zufällig und vereinzelt einmal das direkte Resultat einer inneren Entwicklungskraft sein, da sie ja eben ihrem Begriff nach Veränderungen sind, die den Organismus in Übereinstimmung mit den Lebensbedingungen setzen. Man musste also entweder den Antheil, welchen Anpassung an jedem Organismus hat, gewaltig unterschätzen — und das that NÄGELI —, oder man musste den Boden der Naturforschung verlassen und eine transscendentale Kraft annehmen die pari passu mit der Änderung der Lebensbedingungen während der geologischen Entwicklung unserer Erde auch die Organismenarten zugleich umwandelte und anpasste. Das wäre dann also eine Art von prästabilirter Harmonie, durch welche die beiden Uhren der Erdentwicklung und Organismenentwicklung ganz genau gleich gingen, obwohl sie von gänzlich verschiedenen und unabhängigen Werken getrieben würden.

Wie sehr aber auch heute noch die bestimmende Bedeutung der Anpassungen für die Organismenformen von Vielen unterschätzt wird, zeigt die immer wieder von Neuem wiederholte Behauptung: die Arten unterschieden sich nicht durch adaptive Charaktere, sondern wesentlich durch rein morphologische, während es doch auf der Hand liegt, dass wir weit entfernt sind, eine so feine Werthschätzung für die Funktion eines Theiles zu haben, um die Unterschiede desselben bei zwei benachbarten Arten als Anpassungen an die verschiedenen Bedingungen erkennen zu können. Und ganz ebenso verhält es sich mit der anderen Seite des Problems, mit den Lebensbedingungen. Sind sie doch bei benachbarten Arten oft scheinbar ganz gleich; aber auch, wo sie unserem Auge verschieden sind, fragt es sich doch sehr, ob wir die Unterschiede der beiden Arten als Anpassungen an die spezifischen Lebensbedingungen mit Sicherheit zu erkennen im Stande sind. Wir haben früher von den Schutzfärbungen der Tagfalter gesprochen und haben gesehen, dass die Waldschmetterlinge der Tropen häufig in ihrer Unterseite ein trockenes Blatt nach-

ahmen. In Südamerika gibt es in den verschiedenen Regionen des ungeheuern Walddistriktes des Orinoko und Amazonenstromes allein von der Gattung Anaea etwa fünfzig Arten, und von diesen sind alle in sitzendem Zustand einem Blatte täuschend ähnlich, jede aber von der anderen in Farbenmischung, Glanz und meist auch der Zeichnung, soweit eine solche vorhanden ist, verschieden. Wollten wir nun sicher urtheilen darüber, ob diese Artunterschiede adaptiver Natur sind oder nicht, so müssten wir erst wissen, in welcher Art von Wäldern jede von zwei benachbarten Arten lebt, und an welchen Stellen, zwischen welchen Blättern sie sich gewöhnlich niederlässt. Dann wüssten wir aber im besten Fall immer erst, ob für unser Auge die Art *A* wirklich besser geschützt ist auf dem Blätterboden des Waldes A^1, als die Art *B* und umgekehrt, durchaus aber noch nicht, ob sie auch dieses Schutzes bedarf, ob also die Art *A* in den Wald *B* versetzt, dort häufiger als in ihrem Heimathwald von Feinden entdeckt und zerstört würde, und das könnte doch erst den Unterschied als biologisch werthvoll, als von Selektionswerth nachweisen. Wie schwierig, ja unmöglich für uns solche Entscheidungen sind, kann man sich vielleicht noch besser an einheimischen Beispielen klar machen. Niemand zweifelt daran, dass die Oberseite der Vorderflügel bei den sog. Ordensbändern (Catocala) eine sehr wirksame Schutzfärbung ist; diese Schmetterlinge sitzen bei Tag mit flach ausgebreiteten Flügeln auf Stämmen, Bretterzäunen, Mauern u. s. w., und sind so vertrefflich ihrer Umgebung angepasst, dass sie von Thieren wie Menschen meist übersehen werden. Aber die zwölf deutschen Arten von Catocala haben eine jede ihre besondere Schutzfärbung, bei Catocala fraxini ist es ein helles Grau, bei Catocala nupta ein dunkles Aschgrau, bei Catocala elocata mehr ein Gelblich-Braungrau, bei Catocala sponsa ein Olivenbraun, bei Catocala promissa eine Mischung von Weissgrau und Olivenbraun u. s. w. Alle diese Färbungen sind protektiv, aber gibt es Einen unter unseren vielerfahrenen und scharfsichtigen Entomologen, der im Stande wäre, nachzuweisen, dass jede dieser Nüancen in der Färbung selbst wieder auf Anpassung an den gewöhnlichen Ruheplatz jeder dieser Arten beruht? Und doch ist es a priori sehr wahrscheinlich, dass es sich so verhält. Aber damit ist die ganze Frage noch nicht erledigt, denn jede dieser Schutzfärbungen ist aus mehreren, oft aus vielen Farben zusammengesetzt; sie muss es auch sein, soll sie ihren Zweck erfüllen, denn ein gleichmässig gefärbter Flügel würde sowohl von jeder Baumrinde, als von jedem alten Bretterzaun auffallend abstechen. Die Flügel-

fläche musste also auf hellerem Grunde viele braune bis schwarze Linien und Striche tragen, die meist zickzackförmig quer über den Flügel laufen; daneben stehen Flecken hellerer Färbung und vollenden so das täuschende Bild. Diese »Zeichnung« nun des Flügels ist bei allen zwölf Arten ähnlich, aber doch auch verschieden, und bei jeder von ihnen konstant, also ein Artmerkmal. Wer nun könnte wagen, es zu unternehmen, jeden dieser Striche, Flecken, Zickzacklinien u. s. w. als adaptiv oder nichtadaptiv nachzuweisen? als eine nothwendige Anpassung an die für jede Art etwas verschiedene gewöhnliche Schlafstätte, oder aber umgekehrt als einen blossen Ausfluss der auf Germinalselektion beruhenden, bei jeder Art etwas verschiedenen Variationsrichtungen dieser Zeichnungselemente? Das wäre eine geradezu unmögliche Aufgabe, und doch handelt es sich hier um einen Gesammtcharakter, der sicher adaptiv ist; bei vielen Unterschieden anderer Arten aber ist nicht einmal dies sicher.

Es scheint mir deshalb wenig überlegt zu sein, wenn man von »Ohnmacht der Naturzüchtung« redet, weil wir die feinsten Anpassungen als solche zu erweisen, nicht im Stande sind. Personalselektion setzt eben da ein, wo die durch Germinalselektion hervorgerufenen Variationen Selektionswerth erreichen; ob wir diesen Punkt im einzelnen Fall genau bestimmen können, oder nicht, ist dabei wie ich früher schon sagte, theoretisch ganz gleichgültig.

Es gibt übrigens Fälle, in denen wir Artunterschiede als adaptiver Natur nachweisen können. Wenn bei zwei nahe verwandten Arten von Fröschen bei der ersten die Samenfäden einen dicken Kopf besitzen, bei der zweiten einen dünnen, und wenn zugleich die Mikropyle des Eies, durch welche allein der Samenfaden ins Ei gelangen kann, bei der ersten Art weit, bei der zweiten eng ist, so haben wir hier augenscheinlich Artcharaktere adaptiver Natur vor uns.

Aber um sich über die Bedeutung der Naturzüchtung im engeren Sinn, also der Personalselektion klar zu werden, erscheint es mir viel wichtiger, die verschiedenen Gruppen von Thieren und Pflanzen darauf hin anzusehen, was Alles an ihnen unzweifelhaft adaptiver Natur ist. Darum bin ich im ersten Theil dieser Vorträge auf verschiedene Gruppen von Anpassungen im Genaueren eingegangen, obschon oder gerade weil sie alle dasselbe lehren, dass nämlich ein jeder Theil einer Art, sei sie Thier oder Pflanze, eine jede Abscheidung desselben sogar, ja auch eine jede Gewohnheit, jeder ererbte Instinkt einer Anpassung an die Lebensbedingungen unter-

worfen ist. Ich glaube, Sie werden dadurch denselben Eindruck gewonnen haben, den auch ich von lange her und mit zunehmender Einsicht immer stärker davongetragen habe, dass jeder wesentliche Theil einer Art durch Naturzüchtung nicht nur geregelt, sondern auch ursprünglich durch sie hervorgerufen ist, wenn nicht bei dieser, so doch bei einer Vorfahrenart, und ferner, dass jeder Theil sich in hohem Grade dem Anpassungsbedürfniss fügen kann. Nicht ohne Absicht habe ich Ihnen die Erscheinung der Mimicry so eingehend vorgeführt; ist es doch sie gerade, die uns lehrt, wie ungemein anpassungsfähig die Organismen sind, wie geringfügige und kleine Theile entsprechend dem Bedürfniss umgewandelt werden, und in wie starkem Betrage. Wir sahen einen Schmetterling eine Färbung annehmen, die gänzlich von der seiner nächsten Verwandten abwich, die ihn aber einer ungeniessbaren Art einer fremden Familie ähnlich machte und dadurch vor Verfolgung schützte. Da kann von einer treibenden phyletischen Kraft so wenig die Rede sein, als von einem zufälligen und plötzlichen Ruck in der Gleichgewichtslage des Determinantensystems, vielmehr lediglich von Naturzüchtung, d. h. Auswahl der von Germinalselektion dargebotenen mannichfachen Variationen, und freie Entfaltung und Steigerung der ausgewählten.

Aber nicht nur diese kleinsten in Bezug auf den ganzen Bau des Thieres unbedeutendsten Änderungen können von Naturzüchtung bestimmt werden, sondern auch die phyletische Entwicklung im Grossen und Ganzen; auch sie wird nicht von dem angenommenen inneren Entwicklungsprinzip geleitet.

Ihrem Begriff nach können Anpassungen nur auf Selektion beruhen, jedenfalls nicht auf einem inneren Entwicklungsprinzip, da dieses auf äussere Verhältnisse keine Rücksicht nehmen, sondern unabhängig von ihnen den Organismus verändern müsste, und so wird bei der Entstehung einer grösseren Thiergruppe eine jede phyletische Kraft als Leiterin der Entwicklung ausgeschlossen werden können, sobald es gelingt, alle wesentlichen Bauverhältnisse derselben, soweit sie von denen verwandter Gruppen abweichen, als Anpassungen nachzuweisen. Lange nicht bei allen Thiergruppen, und vielleicht kaum bei einer einzigen Pflanzengruppe wird dies gelingen, weil unsere Einsicht in die biologische, ich meine nicht blos die funktionelle Bedeutung der einzelnen Theile und ihrer Zusammenordnung zum Ganzen nur selten tief genug ist, aber unter den Thieren gibt es solche Gruppen; eine derselben ist die der Wale oder Cetaceen.

Die Wale gehören bekanntlich den Säugethieren an, also einer Gruppe, die für das Leben auf dem Land und in der Luft gebaut ist, deren Vorfahren somit den übrigen Säugern ähnlich waren, ein Haarkleid und vier Beine besassen, und einen Körper, der in seiner Masse derart vertheilt war, dass diese vier Beine ihn tragen konnten. Nun leben aber die heutigen Wale im Meere, haben ihre Körperform vollständig verändert, sind spindelförmig geworden, wie ein Fisch, geschickt zum Durchschneiden des Wassers, aber unfähig, sich auf dem Lande fortzubewegen. Dabei sind ihre Hinterbeine völlig geschwunden und nur noch als Rudimente im Inneren der Muskelmasse nachweisbar (Fig. 130, *Br*, *Tr*, *Fr*), die Vorderbeine aber sind zu Flossen umgewandelt, in denen trotzdem noch immer das ganze ererbte, nur sehr verkürzte Armskelett des Säugers steckt (*OA*, *UA*, *H*). Die Haut hat ihr Haarkleid so vollständig verloren, dass Rudimente davon heute nur noch bei den Embryonen nachzuweisen sind. Alle diese Veränderungen sind aber Anpassungen an das Wasserleben, und können nicht durch unabhängig von äusseren Verhältnissen wirkende Kräfte hervorgerufen worden sein. Dazu kommt noch vieles Andere. Eine dicke Specklage unter der Haut verleiht diesen warmblütigen Thieren wirksamen Schutz gegen die Abkühlung durch das umgebende Wasser, und gibt ihnen zugleich das richtige

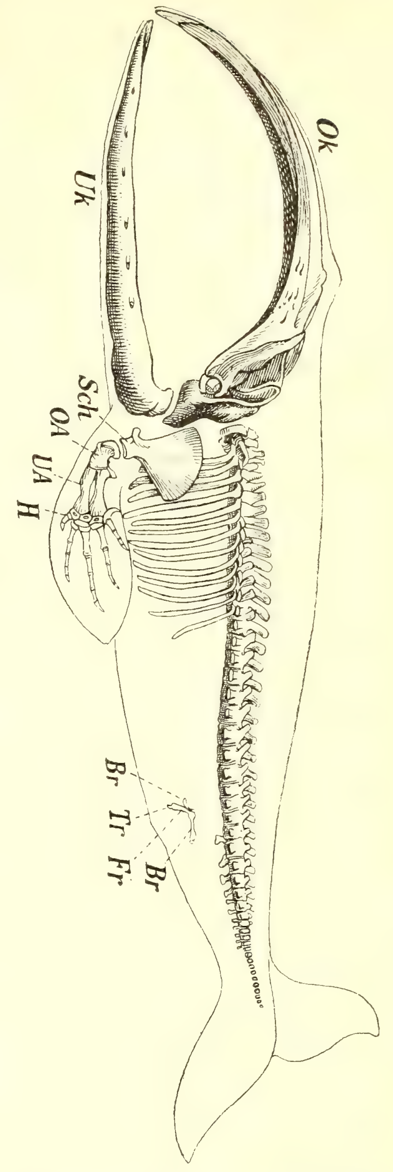


Fig. 130. Skelett eines grönländischen Wals mit dem Umriss der äusseren Körperform. *Ok* Oberkiefer, *Uk* Unterkiefer, *Sch* Schulterblatt, *OA* Oberarm- und *UA* Unterarm-Knochen, *H* Hand, *Br* Beckenrudiment, *Fr* Rudiment des Oberschenkelknochens, *Tr* solches des Unterschenkelknochens; nach Claus.

spezifische Gewicht des Seewassers; eine enorme Schwanzflosse, ähnlich der der Fische, aber horizontal gestellt, bildet ihr vornehmstes Bewegungsorgan, weshalb denn auch die Hinterbeine überflüssig wurden und in Wegfall kamen. So verschwand auch die Ohrmuschel, als nutzlos, denn das Gehörorgan der Thiere erhält die Schallwellen zweckmässigerweise nicht mehr durch einen lufthaltigen Gehörgang, sondern auf dem kürzeren Weg durch die Kopfknochen direkt vom umgebenden Wasser her. Merkwürdige Abänderungen an den Athmungs- und Cirkulationsorganen ermöglichen das lange Tauchen, und eine Verlegung der äusseren Nasenöffnungen von der Schnauze auf die Stirn das Luftholen, wenn die Thiere aus der Tiefe zu der vielleicht sturmbewegten Oberfläche emportauchen. Ich müsste noch lange fortfahren, wollte ich Ihnen Alles anführen, was wir an diesen merkwürdigen Wassersäugern als Anpassungen an dieses ihren Stammeltern so fremde und feindliche Element zu erkennen vermögen. Fassen wir speziell die Bartenwale ins Auge, z. B. den grönländischen Wal, so fällt an ihnen besonders die ungeheure Grösse des Kopfes auf, der etwa ein Drittel des ganzen Körpers ausmacht (Fig. 130). Sollte vielleicht dieser, den ganzen Typus des Thieres so stark mitbestimmende Theil ein Ausfluss jener inneren Entwicklungskraft sein? Keineswegs! er ist vielmehr eine Anpassung an die eigenthümliche Ernährungsweise dieser schwimmenden Säuger, die sich nicht, wie Delphine und Zahnwale von grösseren Fischen und Cephalopoden nähren, sondern nur kleine weiche Mollusken, Salpen, Pteropoden und andere schwimmende Schnecken fressen, welche in unendlichen Schaaren oft meilenweit die obersten Schichten der arktischen See erfüllen. Um von so winzigen Bissen leben zu können, war es unerlässlich, dass sie in enormer Menge verschluckt werden konnten; Zähne waren da nutzlos, und so sind dieselben rudimentär geworden und nur noch im Embryo als Anlagen (Zahnsäckchen) in den Kiefern nachweisbar; aber als Ersatz dafür hängen von der Decke der Mundhöhle grosse Platten von »Fischbein« herab, ganz eigenthümliche hornige Produkte der Mundschleimhaut, deren Enden zerfasert sind und als ein Fangnetz dienen für das kleine Gethier, welches mit dem eingezogenen Wasser in den Rachen gelangt. Dieser selbst aber ist zu einer ungeheuren Grösse herangewachsen, so dass grosse Wassermassen auf einmal durch das Fangnetz der Barten durchgeseiht werden können.

Wenn ich nun noch daran erinnere, dass auch ganz eigenthümliche Abänderungen an inneren Organen sich vorfinden, dass die

Lungen lang gestreckt sind und so dem Thier das Horizontalliegen im Wasser erleichtern, dass eigenthümliche Einrichtungen an der inneren Nase und dem Kehlkopf vorhanden sind, die gleichzeitiges Athmen und Schlucken ermöglichen, dass das Zwerchfell beinahe horizontal liegt wegen der Länge der Lungen, so glaube ich genug gesagt zu haben, um Ihnen zu zeigen, dass nicht nur fast Alles an diesen Thieren von dem sonst bei Säugern üblichen Typus abweicht, sondern dass auch alle diese Abweichungen Anpassungen an das Wasserleben sind.

Wenn nun aber Alles, was an den Thieren für die Ordnung, oder die Familie Charakteristisches, d. h. Typisches ist, auf Anpassung beruht, was bleibt dann noch übrig für die Thätigkeit einer inneren Entwicklungskraft? Was bleibt vom Walfisch übrig, wenn man die Anpassungen hinwegdenkt? Nichts als das allgemeine Schema eines Säugethiers; dieses aber war schon vor der Entstehung der Wale in ihren Vorfahren gegeben; wenn aber das, was die Wale zu Walen macht, also das »Schema« eines Wales, durch Anpassung entstanden ist, dann hat also die hypothetische innere Entwicklungskraft — liege sie, wo sie wolle — keinen Antheil an der Entstehung dieser Gruppe von Thieren.

So sagte ich schon vor zehn Jahren, aber die Idee einer dirigirenden phyletischen Entwicklungskraft sitzt fest im Geiste Vieler, und immer wieder tauchen neue Modifikationen derselben auf, als deren gefährlichste mir diejenigen erscheinen, welche sich selbst nicht klar sind, und die mit einem Schlagwort, wie »organisches Wachsen« Etwas gesagt zu haben meinen. Organisches Wachsen wird die phyletische Entwicklung der Lebewelt von jedem wissenschaftlichen Standpunkte aus genannt werden können, von dem unsrigen sowohl, als von dem NÄGELI's, denn Niemand ist so extrem und einseitig, dass er sich den Entwicklungsprozess nur aus inneren oder nur aus äusseren Kräften hervorgehend denkt; derselbe wird also immer sich vergleichen lassen dem Wachsen einer Pflanze, welches ebenfalls auf äusseren und inneren Bewirkungen beruht. Damit ist aber noch recht Wenig gesagt, es kommt darauf an zu zeigen, wie viel und wie wenig die äusseren und die inneren Kräfte bewirken, welcher Art sie sind, und in welcher Weise sie ineinander greifen. Und da ist es denn wohl ein grosser Unterschied, ob man mit NÄGELI glaubt, »dass das Thier- und Pflanzenreich ungefähr so, wie es thatsächlich ist, auch dann geworden sein würde, wenn es auf der Erde gar keine Anpassung an neue Verhältnisse und keine

Koncurrenz im Kampf ums Dasein gäbe«, oder ob man den eben betrachteten Thatsachen entsprechend auf das schärfste betont, dass jedenfalls eine ganze Ordnung von Säugethieren, die der Wale niemals hätte entstehen können, wenn es keine Anpassung gäbe.

Dasselbe könnte man auch für die Klasse der Vögel nachweisen, denn auch bei ihnen vermögen wir die Anpassungen soweit zu verstehen, dass wir sagen dürfen, Alles an ihnen, was sie zu Vögeln macht, beruhe auf Anpassung an das Luftleben, von der Gliederung des Rumpfes, dem Bau des Schädels, der Existenz eines Schnabels, von der Umwandlung der Vorderfüsse zu Flügeln, der der Hinterfüsse zu sehr originellen Landbewegungsorganen oder Ruderorganen, bis zu der Beschaffenheit der Knochen, der Lage, Grösse und Zahl der inneren Organe, ja bis zur mikroskopischen Struktur zahlreicher Gewebe und Theile herab. Was kann es Charakteristischeres für eine Thierklasse geben, als die Federbekleidung bei den Vögeln? sie ist allein im Stande die Klasse von allen übrigen heute lebenden Thierklassen zu unterscheiden; ein Thier mit Federn kann heute nur ein Vogel sein, und doch ist die Feder ein durch Anpassung entstandenes Hautgebilde, eine Reptilienschuppe, die sich so umgebildet hat, dass sich aus der Vorderextremität ein Flugorgan gestalten konnte. So finden wir es schon auf den zwei Abdrücken des Urvogels, Archaeopteryx, welche uns im Solenhofer Schiefer aus der Jurazeit unserer Erde erhalten sind. Und wie ins Einzelne gehen gerade bei der Feder die Anpassungen, wie ist das ganze Gebilde mit Spule, Schaft und Fahne genau berechnet auf die Funktion, obwohl diese selbst hier eine lediglich passive ist. Was ich eben von der ganzen Klasse der Vögel sagte, dass sie nämlich ganz auf Anpassung beruhe, das gilt ebenso auch für dies einzelne Organ, die Feder; Alles an ihr ist Anpassung, und zwar nach zwei Richtungen hin, einmal kann die Feder als Flugorgan wirken zur Herstellung breiter, leichter und doch höchst widerstandsfähiger Flächen zum Schlagen der Luft, dann aber als denkbar wirksamster Wärmeschutz. In beiden Richtungen grenzt ihre Leistung ans Wunderbare; ich erinnere nur an die neueste Entdeckung auf diesem Gebiete, an den durch den Wiener Physiologen SIGMUND EXNER erbrachten Nachweis, dass die Federn in ihrer oberflächlichen Schicht positiv elektrisch, in ihrer tiefen aber negativ elektrisch geladen werden, sobald sie sich aneinander und an der Luft reiben. Gerieben aber werden sie sobald der Vogel fliegt, oder sich bewegt, und die Folge der

gegensätzlichen elektrischen Ladung der beiden Federschichten besteht darin, dass die Deckfedern sich dicht geschlossen über die Flaumfedern hinlagern, während andererseits die gleichsinnige Ladung aller Flaumfedern dieselben sich gegenseitig abstossen macht, somit eine Luftschicht zwischen ihnen erhält und dadurch bewirkt, dass zwischen Haut und Deckfederlage eine Schicht lockeren, von Luft gleichmässig durchsetzten Federwaldes zu liegen kommt — der denkbar vortrefflichste Wärmeschutz. Die elektrischen Eigenschaften der Federn — und ebenso verhält es sich mit den Haaren bei den Säugern — sind also keine gleichgültigen Charaktere, sondern sie besitzen ebensowohl eine biologische Bedeutung, wie die fast mikroskopischen Zähnchenreihen, durch welche die Strahlen der Deckfedern aneinander haften und eine relativ feste, wenn auch ungemein leichte Flugfläche darstellen, welche der Luft kräftigen Widerstand leistet. Wie wir aber diese Zähnchen als Anpassungen betrachten, so werden wir auch die den Federn eigenthümlichen elektrischen Eigenschaften als solche ansehen und durch Naturzüchtung entstanden denken müssen, wie dies denn EXNER auch thut.

Wenn wir nun bei der Ordnung der Wale und bei der Klasse der Vögel alle grossen Züge der Organisation als Anpassungen zu erkennen vermögen, so werden wir schliessen müssen, dass auch bei den übrigen grossen Gruppen des Thierreichs die Haupt- und Grundzüge des Baues Anpassungen an die Lebensbedingungen sind, auch wenn die Beziehungen zwischen ihnen und der Organisation für unser Auge nicht so auffallend und so leicht erkennbar sind, denn gäbe es überhaupt eine innere Entwicklungskraft, dann müsste sie sich auch beim Stamm der Wale und Vögel als Ursache der Entstehung dieser Gruppen erkennen lassen, gibt es aber keine solche Kraft, dann werden wir auch bei minder auffälligen Abweichungen der Lebensbedingungen dennoch auch hier den typischen Bau einer Gruppe auf Anpassung beziehen müssen. So hängt Alles an den Organismen von Anpassung ab, die grossen Züge der Organisation ebensowohl als die kleinsten Einzelheiten, soweit sie noch Selektionswerth besitzen, und nur, was unter dieser Schwelle bleibt, wird allein durch innere Faktoren bestimmt, durch Germinalselektion; diese aber ist keine starre Entwicklungskraft im Sinne NÄGELI's und seiner Nachfolger, denn sie ist lenkbar, sie muss nicht nach einem im Voraus unabänderlich festgesetzten Ziel führen, sondern sie kann — je nach den Umständen — in viele Wege geleitet werden. Das aber ist doch gerade das Hauptproblem der ganzen

Entwicklungslehre, wie Entwicklung aus inneren Ursachen zugleich Anpassung an die äusseren Veränderungen ergeben kann.

Soweit war dieser Vortrag niedergeschrieben und zum Druck fertig, als ich den ersten Band eines neuen Werkes von de Vries erhielt, in welchem dieser ausgezeichnete Botaniker neue Ansichten über die Umwandlung der Arten entwickelt, und zwar auf Grund zahlreicher, durch Jahre fortgesetzter Versuche über das Variiren von Pflanzen. Da nicht nur seine Ansichten, sondern auch die von ihm geltend gemachten interessanten Thatsachen den in diesem Buch vertretenen Vorstellungen über Umwandlung der Lebensformen zu widersprechen scheinen, so möchte ich nicht unterlassen, darüber Einiges zu sagen.

De Vries glaubt nicht, dass die Art-Umwandlungen auf Steigerung der kleinen »individuellen« Variationen beruhen; er unterscheidet zwischen »Variationen« und »Mutationen« und gesteht nur den letzteren die Kraft zu, eine Art umzustempeln, die ersteren betrachtet er nur als hin- und herfluktuirende Abweichungen, die wohl durch künstliche Züchtung gesteigert und mit Mühe durch lange, sorgfältige Reinzucht zur Ausprägung einer neuen Rasse benutzt werden können, die aber in dem natürlichen Verlauf der Phylogenese keine Rolle spielen. Für diese wären nach seiner Ansicht nur die »Mutationen« massgebend, d. h. kleine oder grössere sprungweise Abänderungen, welche plötzlich einmal sich zeigen, und welche von vornherein die Tendenz haben, sich rein zu vererben — rein zu züchten.

Die Thatsachen, auf welche sich diese Ansicht in erster Linie stützt, sind Beobachtungen und Züchtungsversuche mit einer Oenothera-Art, welche bei Hilversum in Holland auf einem brachliegenden Kartoffelacker in Menge gefunden wurde. Sie war früher in einem benachbarten Garten kultivirt worden und hatte sich von da auf den Acker ausgesät. Die dort in Menge wachsenden Exemplare dieser Oenothera Lamarckiana befanden sich im Zustand grosser »fluktuirender« Variabilität, aber ausserdem wuchsen unter ihnen zwei stärker abweichende Formen, die aus den anderen entstanden sein mussten und die de Vries veranlassten, die Stammpflanze in Kultur zu nehmen, in der Hoffnung, auch im botanischen Garten zu Amsterdam neue Formen daraus zu erhalten. Diese Hoffnung erfüllte sich; es traten schon in der zweiten Generation der Kulturen unter 15000 Pflanzen 10 auf, welche zwei abweichende Formen darstellten, und in den folgenden Generationen wiederholten sich dieselben neuen Formen noch mehrmals und in zahlreichen Exemplaren, ja es traten noch

fünf andere neue Formen auf, die meisten davon in mehreren Exemplaren und in verschiedenen Generationen der Stammpflanze. Alle diese neuen Formen nun, de Vries nennt sie »elementare Arten«, züchten rein, d. h. mit eigenem Pollen befruchtet liefern sie Samen, der wieder dieselbe »elementare Art« gibt. Die Unterschiede zwischen den neuen Formen sind meist mehrfache und zwar derartige, wie sie auch zwischen den »elementaren« Arten wildwachsender Linné'scher Arten gefunden werden. Das aber, was wir seit Linné »Arten« zu nennen gewohnt waren, ist nach de Vries ein Sammelbegriff, dessen Bestandtheile eben jene von ihm bei Oenothera neu hervorgerufenen »elementaren« Arten sind. Von anderen Arten, z. B. von Viola tricolor und von Draba verna sind solche schon lange als rein züchtende Varietäten bei den Botanikern bekannt, und besonders durch A. Jordan und später durch de Bary genau untersucht und experimentell geprüft worden. Alle »Arten« des Linné'schen Artbegriffs bestehen nach de Vries aus einer geringeren oder grösseren Anzahl (bei Draba sind es 200) solcher »elementarer« Arten und diese entstehen, wie aus seinen Oenothera-Versuchen hervorgeht, durch »stossweise« Variation, welche periodisch auftritt und eine Art in viele neue Arten plötzlich spaltet, indem ihre Keimsubstanz zuerst latent sich in verschiedener Art verändert, die dann plötzlich in einzelnen Nachkommen des einen oder des anderen Individuums in die Erscheinung treten. Danach wären also die Arten der Ausfluss rein innerer Entwicklungsursachen, die sich uns als »Mutationen« offenbaren, d. h. als sprungweise Abänderungen, welche von vornherein fest erblich sind, und zwischen denen der Kampf ums Dasein entscheidet, wer überleben und wer untergehen soll. Denn die Mutationen selbst erfolgen richtungslos, sind theils vortheilhaft, theils gleichgültig, theils auch schädlich (z. B. durch Ausbleiben des einen Geschlechts), und so wird immer nur ein Theil derselben, und vielfach wohl nur wenige von ihnen auf die Dauer sich als existenzfähig erweisen. »Arten entstehen« also »nicht durch den Kampf ums Dasein, sondern sie vergehen durch ihn« (p. 150); d. h. Naturzüchtung kann Nichts weiter thun, als das Nichtexistenzfähige auszumerzen, ohne dass dadurch ein züchtender, d. h. richtender Einfluss auf die Überbleibenden ausgeübt würde. Einen Unterschied in der Natur der Variationen nahm schon der amerikanische Paläontologe Scott an, freilich aus anderen Gründen und auch in anderem Sinn. Er glaubte bestimmt gerichteter Variationen zu bedürfen, um die geradlinige Entwicklungsbahn zu erklären, welche manche Thiergruppen, wie die Pferde oder die Wiederkäuer

thatsächlich eingehalten haben, und welche er der sich steigernden Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen nicht zuschreiben zu können meinte. Die Mutationen von DE VRIES unterscheiden sich von der »fluktuirenden« Variation nicht dadurch, dass sie eine bestimmte Richtung verfolgten, sondern nur dadurch, dass sie von vornherein streng erblich sind, dass sie »rein züchten«. Zwar sind die »fluktuirenden« individuellen Unterschiede auch erblich, können auch durch künstliche Selektion gesteigert werden, es fehlt ihnen aber das, was sie zum Bestandtheil einer natürlichen Art machen würde: die Constanz; sie züchten nicht rein, werden deshalb nie von der Selektion unabhängig, sondern müssen durch stets von Neuem angewandte Auslese rein gehalten werden. Sie bilden »Rassen«, nicht »Arten« und schlagen, sich selbst überlassen, in kurzer Zeit wieder auf die Stammart zurück, wie das von zahlreichen »veredelten Rassen« unserer Getreidearten bekannt ist. DE VRIES leugnet deshab gänzlich, dass aus der »fluktuirenden« Variation eine neue Art durch Naturzüchtung hervorgehen könne, und nicht nur deshalb, weil die Constanz des Charakters fehle, sondern auch deshalb, weil die Steigerbarkeit eines Charakters eine sehr beschränkte sei; meist lasse sich nur eine Verdoppelung des ursprünglichen Charakters erzielen, der Fortschritt werde bald schwieriger, um allmälig ganz aufzuhören.

Das sind einschneidende Ansichten gestützt durch ein starkes Heer gewichtiger Thatsachen. Ich gestehe gern, dass ich nicht oft ein wissenschaftliches Buch mit so grossem Interesse gelesen habe, wie dieses. Dennoch glaube ich, dass man sich durch DE VRIES nicht zu weit fortreissen lassen darf, er überschätzt offenbar die Tragweite seiner Thatsachen, so interessant und wichtig dieselben sicherlich auch sind, und übersieht unter dem Einfluss des Neuen, was ihm vorliegt, die andere Seite der Art-Umwandlungen, diejenige der das Interesse der Meisten seit DARWIN und WALLACE beinahe ausschliesslich zugewandt war: die Anpassungen. Nicht dass er sie unerwähnt liesse, er nimmt eine »in konstanter Richtung wirkende Auslese« seiner Mutationen an und sucht sie damit zu erklären, allein da die Mutationen aus rein inneren Gründen — ich meine ohne Zusammenhang mit der Nothwendigkeit einer neuen Anpassung — eintreten, auch nur in wenigen Prozenten der Individuen und völlig richtungslos, so können sie unmöglich ausreichen für die Erklärung der die ganze Organismenwelt gleichsam beherrschenden Anpassung. Hier aber gerade ist der Punkt, an dem viele Botaniker die Zoologen nicht mehr verstehen, weil die Anpassungen bei den

Pflanzen eben viel weniger hervortreten, und wohl in vielen Fällen auch weniger nachweisbar sind, als bei den Thieren, die uns nicht allzu selten fast geradezu aus Anpassungen zusammengesetzt erscheinen.

Ich habe in diesem Buch und auch in diesem Kapitel schon so viel über Anpassungen und ihr Zustandekommen gesprochen, dass ich fast nur darauf hinzuweisen brauchte, um es begreiflich erscheinen zu lassen, dass wir dieselben nicht blos durch Häufung und Steigerung von vereinzelt vorkommenden sprungweisen »Mutationen« entstanden denken können. Nicht einmal dann, wenn man annähme, die Sprünge der Mutationen könnten gesteigert werden im Laufe der Generationen, kurz wenn man sagte, Mutationen seien eben alle diejenigen Variationen, welche rein züchten und zur Artbildung führen, Variationen aber die anderen, die das nicht können. Das wäre aber nur ein Wortspiel, es sei denn, die fluktuirenden Variationen wären wirklich ihrer Natur, d. h. Ursache nach ganz etwas Anderes, als die Mutationen. de Vries legt grosses Gewicht darauf, diese beiden Abänderungsarten scharf voneinander zu scheiden, und dies mag auch für die erste Untersuchung der ihm vorliegenden Thatsachen nützlich oder nothwendig gewesen sein, denn zuerst müssen wir scheiden und dann wieder verbinden, aber dass in Wahrheit Variationen und Mutationen ihrem Wesen nach verschieden sein sollten, darf sicherlich nicht angenommen werden, da so unzählige Anpassungen nur durch Steigerung individueller Variationen entstanden sein können. Dieselben müssen also »reinzüchtend« werden können, wenn sie es auch in den beobachteten Fällen künstlicher Züchtung bis jetzt nicht geworden sind. Wie wäre es möglich, aus zufälligen, richtungslosen Mutationen, die nur selten, und immer nur in einem kleinen Prozentsatz der Individuen auftreten, die Entstehung der Blattzeichnung einer Kallima oder Anaea zu erklären? die Zurechtrückung der vorhandenen Streifen zu den Blattrippen, und das genaue Aneinanderpassen dieser Rippen über beide Flügelflächen hin? und wenn man selbst zugeben wollte, es könnte ja auch eine Mutation aufgetreten sein, bei welcher die Streifen von Vorder- und Hinterflügel zufällig gerade aufeinander getroffen wären, so würde das immer noch keine Blattanpassung geben, denn es fehlte noch der Instinkt, der den Falter zwingt, im Sitzen die Flügel genau so zu halten, dass die beiden Bildstücke von Vorder- und Hinterflügel zu einander passen. Also sind noch parallele zweckentsprechende Mutationen des Nervensystems zu verlangen, eine allzu starke Zumuthung an die Güte des Zufalls. Ganz ebenso aber steht es mit dem ganzen Blattbild auf

den beiden Flügeln, das ja doch unmöglich als Ganzes, als eine plötzliche Mutation entstanden sein kann. Die ganze Litanei von Einwürfen, welche mehrere Jahrzehnte hindurch gegen die DARWIN-WALLACE'sche Naturzüchtung vorgebracht wurde und die sich auf die Unwahrscheinlichkeit gründete, dass zufällige, richtungslose Variationen im Stande sein sollten, für die nöthigen Anpassungen das richtige Material zu liefern, lassen sich in bedeutend verstärktem Masse gegen die in viel geringerer Zahl und Mannichfaltigkeit sich darbietenden Mutationen wenden. Zumal gegenüber der — wie wir gesehen haben — fast überall vorliegenden Nothwendigkeit der Coadaptation vieler Anpassungen der verschiedensten Theile versagt die »Mutationslehre« durchaus. Das kaleidoskopische Bild, die Mutation — ist von vornherein gegeben und muss, so wie es ist, vom Kampf ums Dasein angenommen oder verworfen werden; harmonische Anpassung aber verlangt allmälige, gleichzeitige oder doch successive erfolgende zweckmässige Veränderung aller in Betracht kommenden Theile, und das kann nur die immer vorhandene fluktuirende Variation leisten, welche durch Germinalselektion gesteigert und durch Personalselektion geleitet wird.

Viele und besonders viele Botaniker betrachten die Anpassungen als etwas Sekundäres, was den Arten zu ihrer besseren Existenz mit auf den Weg gegeben wird, was aber das Wesen derselben nicht berührt, etwa vergleichbar den Kleidern die ein Mensch trägt, um sich gegen die Kälte zu schützen; allein die Sache verhält sich doch etwas anders.

Die von CHUN geleitete Tiefsee-Expedition der Jahre 1898 und 1899 hat viele interessante Aufschlüsse über die in der Tiefe des Ozeans lebenden Thiere gebracht, welche alle eigenthümliche Anpassungen an die besonderen Bedingungen ihrer Existenz an sich tragen, besonders Anpassungen an das Dunkel grosser Meerestiefen. Eine der auffälligsten unter diesen sind die Leuchtorgane, welche nicht bei allen, aber bei vielen der am Boden der Abgrundzone lebenden Thiere, und auch der in verschiedener Höhe über dem Abgrund schwebenden Thierwelt gefunden werden. Es sind theils Drüsen, welche ein leuchtendes Sekret absondern, theils aber komplizirte Organe, »Laternen«, welche vom Willen des Thieres beherrscht plötzlich eine Lichtmasse entwickeln und nach bestimmter Richtung hinwerfen, ähnlich einem elektrischen Scheinwerfer. Solche Apparate besitzen einen höchst zusammengesetzten Bau mit Nerv und Linsen, die das Licht zusammenbrechen, und sind im Ganzen einem Auge

nicht unähnlich. Dass sie plötzlich einmal durch »Mutation« entstanden sein sollten, ist undenkbar, sie können nur von einfachen Anfängen aus durch allmälige Steigerung ihres Baues, und zwar nur unter fortwährender strenger Auswahl der nützlichen unter den sich darbietenden Variationen entstanden sein. Sie beruhen alle auf verwickelter »harmonischer« Anpassung, sind also unmöglich aus Mutationen, d. h. schon gegebenen Form-Konstellationen abzuleiten, wenn man nicht etwa das Wunder zu Hülfe rufen will. Nun kommen aber solche Laternen bei sehr verschiedenen Thieren vor, bei spaltfüssigen Krebsen, bei Garneelen, bei Fischen verschiedener Gattungen und Familien. Manche Fische haben lange Reihen von Leuchtorganen an den Seiten und dem Bauch, und bei ihnen mögen dieselben zur Erleuchtung des Grundes dienen und zum Absuchen desselben nach Nahrung, bei anderen aber sitzen die Leuchtorgane an der Schnauze, gerade über dem breiten, gefrässigen Maul und haben wohl sicher die Bedeutung, welche Chun ihnen zuschreibt, nämlich die, kleine Thiere anzulocken wie die elektrische Lampe alle Arten von Nachtthieren, z. B. Insekten in Menge anlockt, auch zu ihrem Verderben. Aber nicht nur Fische, sondern auch Weichthiere, Cephalopoden der Tiefe haben Leuchtorgane entwickelt, und zwar ist eine Art dieser Thiere mit einigen zwanzig grossen, wie bunte Edelsteine ultramarin, rubinroth, himmelblau und silberig leuchtenden Organen besetzt, eine andere Art zeigt die ganze Bauchseite übersät mit kleineren, perlenähnlichen Leuchtorganen. Mögen wir auch über die spezielle Verwendung dieser Laternen der Tiefseethiere nicht überall schon im Reinen sein, so kann doch darüber kein Zweifel sein, dass es Anpassungen an die Dunkelheit der Tiefe sind, und wenn nun bei vielen Thieren verschiedenster Gruppen dieselben Anpassungen (in physiologischem Sinn gesprochen) sich hier eingestellt haben, so fehlt jede Möglichkeit, sie auf plötzliche Mutationen zu beziehen, die ohne Beziehung auf Nützlichkeit plötzlich einmal bei allen diesen Thiergruppen aufgetreten wären, bei allen im Lichte lebenden aber nicht! Nur die in der Richtung des Bedürfnisses voranschreitende und sich kombinirende »Variation« kann zu einer Erklärung ihrer Entstehung die Handhabe liefern.

Ganz ebenso steht es mit den Augen der Tiefseethiere. Man glaubte früher, dass die Bewohner dunkler Regionen ihre Augen sämmtlich einbüssten. Bei den Höhlenthieren und den Bewohnern der lichtlosen Tiefe unserer Seeen verhält sich dies auch vielfach so,



aber in der Abgrundzone des Meeres finden sich nur ausnahmsweise Fische oder Kruster, deren Augen verschwunden sind durch Verkümmerung, und zwar scheinen es solche Arten zu sein, welche an den Grund selbst gebunden sind bei der Nahrungssuche, und sich dabei der Tastorgane besser bedienen können, als der Augen; denn der Grund enthält wohl auf weiten Flächen Nahrung genug für solche Moderfresser, er ist aber nur stellenweise erleuchtet, nämlich nur da, wo leuchtende Thiere, Polypenstöcke u. s. w. sitzen. Dass aber so viele Thiere der Tiefe leuchten, bedingt es offenbar, dass auch die meisten Einwanderer in die Abgrundzone ihre Augen nicht als unnütz einbüssten, sondern sie nur dem im Verhältniss zur Oberflächenschicht des Meeres sehr schwachen Licht anpassten. Die Augen der Tiefseefische z. B. sind entweder enorm gross, und dadurch geeignet, das schwache Licht der Tiefe dem Thier zur Wahrnehmung zu bringen, oder sie sind auch noch anderweitig verändert, und zwar in einer sehr charakteristischen Weise: sie sind zu einem Cylinder ausgezogen, der stark über die Fläche des Kopfes vorsteht; man könnte meinen, die Thiere sähen durch einen Operngucker, und CHUN hat denn auch diese Augen als »Teleskopaugen« bezeichnet, A. BRAUER aber hat kürzlich gezeigt, welche tiefgreifende Veränderungen des ursprünglichen Fischauges nöthig waren, um solche Organe für das Sehen im Dunkeln daraus zu machen. Aber diese Veränderungen sind bei den Augen der verschiedensten Thiere der Meerestiefen eingetreten, und keineswegs blos Fische verschiedener Familien mit »Teleskopaugen« leben da unten, sondern auch Krebse und Cephalopoden; ja unsere Eulen besitzen einen ganz ähnlichen Bau der Augen, wenn sie auch äusserlich nicht in derselben Weise aus dem Kopf hervorstehen. Also auch hier wieder die Erscheinung, welche OSCAR SCHMIDT seiner Zeit als Konvergenz bezeichnete, d. h. übereinstimmende Anpassungen an gleiche Verhältnisse bei genealogisch nicht zusammenhängenden Thierformen; diese Teleskopaugen stammen nicht etwa alle von einer Art ab, die zufällig einmal in einer »Mutationsperiode« eine solche glückliche Kombination harmonischer Anpassungen sprungweise hervorgebracht hätte, sondern sie sind selbstständig entstanden durch schrittweise zweckmässige Veränderung, also durch Naturzüchtung auf Grundlage von Germinalselektion. Nur so sind sie in ihrem Werden als möglich zu begreifen.

Was aber für die Dunkelaugen gilt, das hat auch im Allgemeinen Geltung für alle Augen, denn die Augen der Thiere sind keine

Dekorationsstücke, die da sein können oder auch fehlen, sie können nicht bei irgend einem Thier durch plötzliche Mutation entstanden sein, sondern sie sind mühsam errungene, durch langsame Steigerungen allmälig höher emporgehobene Anpassungen, Theile, die in genauestem inneren Zusammenhang stehen mit der Gesammtorganisation des Thieres und die nur dann in Wegfall kommen, wenn sie überflüssig werden. Auch ihre Entstehung scheint mir nur denkbar auf Grund der von Naturzüchtung in die Richtung des Zweckmässigen eingestellten Germinalselektion, also auf Grund der »fluktuirenden« Variation, nicht durch Zufall.

So steht es mit allen Anpassungen. Aber nicht nur die Augen der Thiere sind Anpassungen, Ausnutzungen der Lichtwellen im Interesse der Erhaltung des Thierkörpers, sondern ganz ebenso alle Sinnesorgane, die Tastorgane, Riech- und Spürorgane, Gehörorgane u. s. w. Das Thier kann ihrer nicht entbehren; erst entstanden die niederen, dann die höheren Sinnesorgane; die steigende Organisationshöhe des Thieres bedingte sie geradezu, und ein vielzelliges Thier ohne Sinnesorgane ist nicht denkbar. Ebenso das gesammte Nervensystem, welches die Aufgabe hat, die durch die Sinnesorgane zugeleiteten Reize in Aktion des Thieres umzusetzen, sei es direkt, sei es mittelst zwischengeschobener Nervenzellen, centraler Organe von immer wachsender Komplizirtheit der Zusammensetzung. Wie die Teleskopaugen sich bei einigen Gruppen der Tiefseethiere unabhängig voneinander, und gewiss nicht durch den Zufall einer Mutation, sondern durch die Nothwendigkeit des Bedürfnisses im Konkurrenzkampf gebildet hat, so müssen alle die genannten Organe, das gesammte Nervensystem mit allen seinen Sinnesorganen in unendlich vielen, selbstständig weiterarbeitenden genealogischen Linien und Verzweigungen aus denselben Entwicklungsfaktoren hervorgegangen sein. Und man glaube nicht, dass es damit ein Ende habe; was von den Sinnesorganen gilt, dass sie Nothwendigkeiten sind, deren Entstehung auf dem Bedürfniss beruht, gilt ohne Zweifel für alle Theile und Organe des ganzen thierischen Körpers, und zwar im Grossen, wie im Kleinen und Kleinsten. Nicht überall ist es nachzuweisen, aber es ist trotzdem gewiss, und hat seine Geltung so gut für Bewegungs-, als Verdauungs-, als Fortpflanzungsorgane, hat auch Geltung für alle Thiergruppen, und auch für die Unterschiede zwischen ihnen, die ja in vielen Fällen, wenn auch nicht immer als offenbare Anpassungen an die Lebensbedingungen sich kundgeben. Was

bleibt da noch übrig für die Mutation, wenn so ziemlich Alles Anpassung ist? Vielleicht die Artunterschiede, und diese können ja in der That vielfach nicht mit Sicherheit als Anpassungen erkannt werden, was aber schwerlich als Beweis gelten darf, dass sie es nicht doch sein könnten. Vielleicht möchte man auch an die geometrischen Skelette mancher Einzelligen denken, bei welchen wir auch eine bestimmte Beziehung zur Lebensweise nicht zu erkennen vermögen? Es liegt ja sehr nahe, sich die wunderbar regelmässig, und oft so komplizirten Kieselskelette der Radiolarien oder Diatomeen durch sprungweise Mutation entstanden zu denken, und »Sprünge« irgendwelcher Grösse müssen es ja auch sicherlich sein, welche hier wie überall die Umwandlungen hervorriefen; ob dieselben aber ganz ohne Bedeutung für das Leben dieser Wesen sind, das steht für jetzt wenigstens noch ausser dem Bereich unseres Urtheils. Auch hier möchte ich warnen, nicht allzu rasch auf Werthlosigkeit dieser organischen »Krystallbildungen« zu schliessen und daraus auf ihre plötzliche Entstehung aus lediglich inneren Gründen. Der treffliche Kenner der Diatomeen, F. SCHÜTT, hat uns gezeigt, dass die Längenunterschiede in den Skelettfortsätzen der Peridineen in bestimmter Beziehung zu ihrem Flottiren im Seewasser stehen, dass die langen Skelett-Arme oder -Hörner, welche diese mikroskopischen Pflanzen-Wesen in das umgebende Wasser oft weit hinausstrecken, Schwebevorrichtungen darstellen, indem sie durch ihre Reibung an den Theilchen des Seewassers das Sinken verhindern und diese Organismen längere Zeit hindurch ungefähr in derselben Wasserschicht schwebend erhalten. Diese Skelettformen sind also Anpassungen, und CHUN hat neuerdings bestätigen können, dass in der That diese Anpassung genau regulirt ist, indem die Länge dieser Hörner des Skelettes mit dem spezifischen Gewicht des Seewassers in den verschiedenen Meeresströmungen wechselt, in dem Sinn, dass Arten mit »monströs langen« Hörnern, z. B. in dem durch geringen Salzgehalt und hohe Temperatur ausgezeichneten Guineastrom (Fig. 131, *A*), sich vorfinden, während in den Äquatorialströmen mit höherem Salzgehalt und kühlerem Wasser, also höherem spezifischen Gewicht, Peridineen-Arten mit »sehr kurzen« Fortsätzen und relativ mangelhaft entwickelten Schwebevorrichtungen vorwiegen (Fig. 131, *B*). Man konnte es auf der Fahrt des Schiffes genau verfolgen, wie die langarmigen Peridineen beim Übergang aus dem Nordäquatorialstrom in den Guineastrom immer mehr zunahmen, um bald ganz vorzuherrschen, später aber beim Eintreten der »Valdivia« in den Südäquatorialstrom »wie mit

einem Schlage« zu verschwinden. Also da, wo wir den Schleier über den Beziehungen zwischen Form und Funktion bei Einzelligen etwas zu lüften vermögen, da erkennen wir, dass auch die kleinsten Theilchen des Zellkörpers den Gesetzen der Anpassung gehorchen, und ein konsequentes Denken führt uns von da zu der Überzeugung, dass auch bei niedersten Wesen der ganze Bau in allen seinen wesentlichen Zügen auf Anpassung beruht.

Wenn die Hörner der Peridineen auf das Zwölffache an Länge wachsen in Anpassung an das Leben in Seewasser von 0,002% höherem Salzgehalt, dann werden bestimmt nicht nur diejenigen Protoplasmatheilchen ihres Leibes, welche die Hörner bilden, sondern auch die übrigen der Anpassung fähig sein, und wenn das Peridineen-Protoplasma im Stande ist, den Bedingungen sich anzupassen, so wird diese Fähigkeit der Anpassung eine allgemeine Eigenschaft aller Leiber der Einzelligen, oder vielmehr aller lebenden Substanz sein, zu welchem Schluss, wie wir später sehen werden, noch andere Wege führen. Mit dieser Erkenntniss ist aber das Wirkungsgebiet sprungweiser Mutationen im Sinne von DE VRIES abermals gewaltig eingeengt, denn Anpassungen können ihrem Begriff nach nicht plötzlich entstehen, sondern nur schrittweise, sie können nur aus »Variationen« hervorgehen, welche unter dem indirekten, d. h. auswählenden Einfluss der Bedingungen in bestimmter Richtung sich aneinanderfügen.

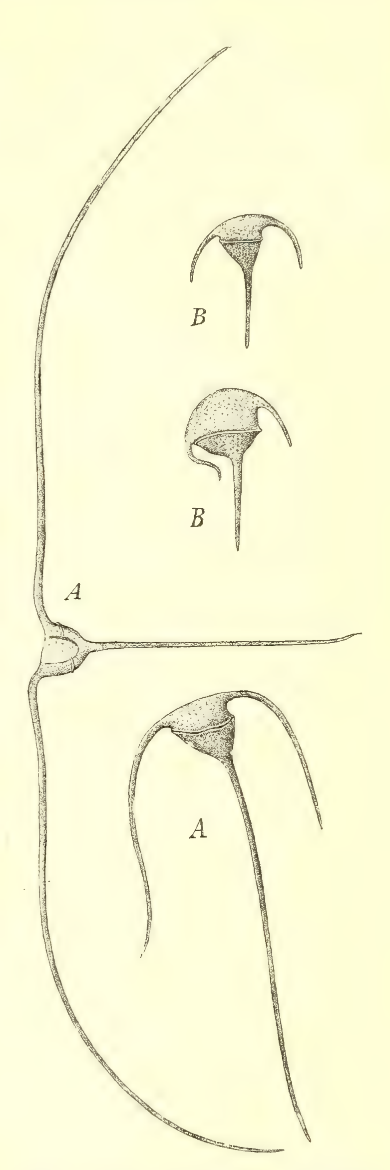


Fig. 131. Peridineen (Ceratium-Arten). *A* aus dem Guineastrom, *B* aus dem Südäquatorialstrom nach CHUN.

Nun scheinen ja freilich nach den Ausführungen von DE VRIES durch

Züchtung gesteigerte »Variationen« niemals konstant zu werden, ja die Steigerung selbst soll nur in geringem Masse möglich sein. Was zuerst den letzten Punkt betrifft, so scheint mir DE VRIES zu übersehen, dass jede Steigerung eines Charakters ihre Grenze in der Harmonie der Theile haben muss, die nicht überschritten werden kann, wenn nicht zugleich andere Theile ebenfalls geändert werden; künstliche Züchtung stösst wohl deshalb in vielen Fällen bald auf eine für sie unüberschreitbare Grenze, weil sie die unbekannten anderen Theile, welche verändert werden müssten, um den betreffenden Charakter noch mehr zu steigern, nicht ebenfalls beherrscht. Naturzüchtung würde in vielen Fällen dies zu thun vermögen, vorausgesetzt, dass es nützlich wäre. Aber was nützt es der Zuckerrübe, dass ihr Zuckergehalt aufs Doppelte wächst, oder dem »Anderbecker« Hafer, dass er von dem Menschen hochgeschätzt wird? Und doch haben sich ja immerhin recht bedeutende Steigerungen einzelner Charaktere bei vielen domestizirten Thieren erzüchten lassen; ich erinnere nur an den japanischen Hahn mit 12′ langen Schwanzfedern.

Aber freilich sind diese künstlichen Veränderungen meist nicht in dem Sinn »rein züchtend«, wie es »DE VRIES« Mutationen von Oenothera Lamarckiana waren, d. h. sie vererben ihre Eigenschaften nur unter steter Mitwirkung künstlicher Auslese völlig rein. So scheint es wenigstens nach DE VRIES bei den veredelten Getreide-Rassen sich zu verhalten, welche im Grossen kultivirt sich rasch wieder verschlechtern. Bei vielen thierischen Rassen ist das übrigens nicht in dem Mass der Fall, viele, ja wohl die meisten scharf ausgeprägten Taubenrassen züchten rein und entarten nur, wenn sie mit anderen gekreuzt werden.

DE VRIES hält es für einen Irrthum, zu glauben, dass durch lange Zeit fortgesetzte künstliche Züchtung eine Rasse erzielt werden könnte, die — wie er sich ausdrückt — unabhängig von weiterer Züchtung würde, und sich von selbst rein erhielte. Erfahrung kann dabei nicht entscheiden, da wir über unbegrenzte Zeiten für unsere Züchtungen nicht verfügen, theoretisch aber lässt es sich sehr wohl verstehen, dass eine durch Selektion entstandene Abart um so reiner züchtet, je länger die Züchtung auf sie angewendet wurde, und es steht Nichts im Wege, dass sie nicht auch zuletzt ebenso konstant werden sollte, als eine natürliche Art. Denn im Anfang einer Züchtung ist es, wie wir annehmen mussten, nur eine kleine Majorität von Iden, in welchen die Abänderung ihren Sitz hat, mit der Zahl der Generationen aber müssen deren immer zahlreichere das Keimplasma

zusammensetzen, und je mehr die Rassen-Ide überwiegen, um so geringer wird die Aussicht, dass durch die Zufälle der Reduktionstheilung und Amphimixis ein Rückschlag auf die Stammform eintrete. Dass bei den meisten, wenn nicht bei allen Taubenrassen heute noch Stammform-Ide im Keimplasma enthalten sind, wenn auch in geringer Anzahl, sahen wir aus dem zuweilen eintretenden Rückschlag auf die Felsentaube bei wiederholter Rassenkreuzung, dass aber auch bei natürlichen alten Arten Stammform-Ide im Keimplasma noch enthalten sein können, zeigten uns die Zebra-Streifung der Pferde-Bastarde. Wir konnten es auch verstehen, warum diese Stammform-Ide nicht längst gänzlich durch Naturzüchtung aus dem Keimplasma entfernt wurden, da sie unschädlich sind und gewissermassen nur unbemerkt so mitlaufen. Nur solange sie noch schädlich wirken, indem sie durch häufige Rückschläge die Reinheit des neuen Arttypus gefährden, können und müssen sie durch Naturzüchtung beseitigt werden, und diese hört ja nicht, wie der menschliche Züchter, einmal mit der Auslese auf, sondern sie hält — gewissermassen unbegrenzt — an mit ihrer Thätigkeit.

Ich muss es deshalb für einen Irrthum halten, wenn de Vries die fluktuirende Variation von einem Antheil an der Umwandlung der Lebensformen ausschliesst, ich glaube vielmehr, dass sie den grösseren Antheil daran hat, und zwar, weil Anpassungen nicht aus Mutationen, oder doch nur ganz ausnahmsweise hervorgehen, weil aber ganze Familien, Ordnungen, ja selbst Klassen gerade in ihren Hauptcharakteren auf Anpassung beruhen; ich erinnere an die verschiedenen Familien der parasitischen Krebse, an die Wale, an die Vögel und Fledermäuse. Alle diese Gruppen können nicht durch zufälliges plötzliches, wenn auch vielleicht ruckweises »Mutiren« entstanden sein, sondern nur durch bestimmt gerichtetes Variiren, wie es durch Auslese der stets sich darbietenden Schwankungen der Determinanten des Keimplasma allein denkbar ist.

Der Unterschied aber zwischen der »fluktuirenden« Variabilität und der »Mutation« scheint mir darin zu liegen, dass die erstere ihren Sitz immer nur in einer kleinen Majorität von Iden hat, während die Mutation in den meisten Iden vorhanden sein muss, wenn sie von vornherein sich fest vererben soll. Wie das kommt, wissen wir nicht, aber man kann vermuthen, dass gleiche verändernde Einflüsse im Innern des Keimplasmas viele Ide in gleicher Richtung verändern werden. Ich erinnere an das, was ich früher über die Entstehung sprungweiser Variationen, wie der Blutbuche und ähnlicher Fälle,

gesagt habe. Die Versuche von DE VRIES bilden mir eine wichtige Bestätigung meiner Auffassung solchen Geschehens; DE VRIES selbst unterscheidet eine »Prämutationsperiode«, ganz wie ich auch angenommen habe, dass die plötzlich in die Erscheinung tretenden sprungweisen Abänderungen von langer Hand her vorbereitet sind im Keimplasma und zwar durch Germinalselektion. Zuerst vielleicht nur in einigen Iden, dann aber in vielen hat sich ein neuer Gleichgewichtszustand des Determinanten-Systems hergestellt, der solange unsichtbar bleibt, bis einmal durch den Zufall der Reduktionstheilung und Amphimixis eine entschiedene Majorität dieser »Mutations-Ide« zur Herrschaft gelangt. Da in DE VRIES' Versuchen dieselben sieben neue »Arten« wiederholt und unabhängig voneinander aus verschiedenen Generationen der Oenothera Lamarckiana hervorgegangen sind, so sehen wir daraus, dass dieselben Konstellationen (Gleichgewichtslagen) in vielen Exemplaren der Stammpflanze sich ausgebildet hatten, und dass es nur von dem Verhältniss abhing, in welchem die sie enthaltenden Ide im Samen sich zusammen gefunden hatten, ob die eine oder die andere der neuen »Arten« daraus hervorging.

Meine Deutung, nach welcher auch hier eine geringere oder grössere Anzahl von Iden Träger der neuen Formen war, wird durch die Versuche noch weiterhin gestützt, denn nicht immer züchteten die neuen Arten rein, vielmehr fand DE VRIES eine Art, Oenothera scintillans, welche nur 35—40% Erben lieferte, oder (in einer anderen Gruppe) etwa 70%; die anderen Nachkommen waren Lamarckiana oder oblonga, die Zahl der Erben liess sich aber durch Auslese steigern!

Ich will nicht weiter in die übrigens sehr interessanten Einzelheiten der Versuche eingehen; es gehörte dazu mehr Platz, als ich hier dem widmen darf; aber Eines sei doch noch berührt: die Stammform Oenothera Lamarckiana war von vornherein sehr variabel, d. h. zeigte eine sehr grosse fluktuirende Variabilität. Das spricht einerseits stark für einen tieferen Zusammenhang von »Variation« und »Mutation«, und deutet andererseits darauf hin, dass sprungweises Abändern, wie es DARWIN schon vermuthete, und wie ich selbst oben zu zeigen suchte, durch Versetzung in veränderte Lebensverhältnisse angeregt wird. DE VRIES nimmt Mutationsperioden an, ich glaube mit Recht, aber es sind keine gewissermassen innerlich vorgeschriebenen Perioden, wie etwa die Anhänger einer phyletischen Kraft sie sich vorstellen würden, sondern veranlasst durch solche Medium-Einflüsse, welche die Ernährungsströme im Keimplasma treffen, und latent sich

steigernd theils blosse Variabilität, theils Mutationen erzeugen, ganz so, wie es in dem Vortrag über die Wirkungen der Isolirung p. 331 dieses Buches schon dargelegt wurde, wie ich denn in einer meiner frühesten descendenztheoretischen Arbeiten schon zu dem Schluss gelangte, dass Perioden der Constanz mit solchen der Variabilität abwechseln[1] und mich dabei ausser auf allgemeine Erwägungen hauptsächlich auf Hilgendorf's Untersuchungen der Steinheimer Schneckenschalen stützte. Nach de Vries Oenothera-Versuchen werden wir heute annehmen dürfen, dass Perioden erhöhter Variabilität zu den stärkeren, oft mehrere Charaktere zugleich verändernden und gleichzeitig in vielen Iden auftretenden Abänderungen führen können, welche man bisher »sprungweise« Abänderungen nannte, und welche wir jetzt mit de Vries vielleicht mit Vortheil als »Mutationen« bezeichnen können.

Wie weit nun der Einfluss solcher Mutationen reicht, lässt sich zur Zeit wohl noch nicht sagen; dass de Vries denselben überschätzt, glaube ich gezeigt zu haben, wie viel aber an den Artbildern, wie sie uns heute vorliegen, auf blosser Mutation beruht, wird sich jedenfalls erst nach weiteren Untersuchungen mit einiger Sicherheit beurtheilen lassen. Einstweilen möchte sich prinzipiell nur soviel darüber aussagen lassen, dass Alles was »komplizirtere«, vor Allem was »harmonische« Anpassung ist, nicht auf »Mutation« beruhen kann, vielmehr nur auf der durch Selektion geleiteten »Variation«. Da die Arten im Wesentlichen Anpassungskomplexe sind, entstanden auf der Grundlage früherer Anpassungskomplexe, so bleibt, soweit ich sehe, den Mutationen nur das kleine Feld der indifferenten Charaktere zur Bestimmung übrig, es sei denn, man wollte den Begriff der Mutation so fassen, dass man darunter alle Variationen verstünde, die Bestand gewinnen, was dann freilich nur auf ein Wortspiel herauskäme. Meines Erachtens gibt es keine Grenze zwischen Variation und Mutation, und der Unterschied zwischen beiden Erscheinungen beruht lediglich auf der geringeren oder grösseren Zahl gleichsinnig abgeänderter Ide.

[1] Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung, Leipzig 1872, p. 51.

XXXIV. Vortrag.

Entstehung des Artbildes, Fortsetzung.

Meine Herren! Der Gedankengang des letzten Vortrags hat uns wieder zu den sog. »indifferenten« Charakteren zurückgeführt, welche so oft schon gegen Naturzüchtung als Beweis vorgebracht wurden, dass es eben doch wesentlich nur innere Triebkräfte seien, die die Entwicklung leiteten. Aber man fusste dabei auf einem Trugschluss, denn daraus, dass die ersten kleinen Variationen aus internen Vorgängen des Keimplasmas hervorgehen, folgt noch nicht, dass auch die ganze weitere Entwicklung lediglich durch sie bestimmt wird, ebensowenig als ein Schlitten, dem wir auf der Höhe einer geneigten Bahn einen Stoss geben, sein rasches Abwärtsschiessen nur der Kraft unseres Stosses verdankt, sondern zugleich der Schwerkraft. Doch hinkt der Vergleich, denn die Variations-bedingenden und -richtenden Vorgänge im Innern des Keimplasmas geben nicht nur den ersten Anstoss der Variationsbewegungen, sondern sie begleiten auch jeden weiteren Schritt auf der Bahn der Artentwicklung, sie stossen dieselbe immer weiter, ja ohne diese fortwährenden Stösse würde überhaupt keine Weiterbewegung stattfinden. Wir haben ja gesehen, dass Germinalselektion aus innern Gründen die einmal eingeschlagenen Richtungen ihrer variirenden Determinanten immer weiter treibt, also

steigert, und dass dadurch erst Anpassungen an die Lebensbedingungen erreicht werden können. Es verhält sich also die Entwicklung des Charakters einer Art etwa wie ein Schlitten auf ebner, aber nach allen Richtungen befahrbarer Schneefläche, der nur durch die Stösse bewegt wird, welche er von Germinalselektion erhält. Die Lebensbedingungen, denen sich die zu verändernden Theile anpassen müssen, können als ein fernes Ziel gedacht werden, die zur Variation in bestimmter Richtung treibenden Vorgänge des Keimplasmas als zahlreiche über die Schneefläche regellos vertheilte Menschen. Wenn nun der Schlitten von einem derselben einen Stoss erhält, der zufällig die Richtung gegen das Ziel hat, so läuft er gegen dieses hin und erreicht es auch zuletzt, wenn der Stossende immer wieder in derselben Richtung weiter stösst. Soweit also scheint es, als beruhe die Umbildung des betreffenden Theils nur auf Germinalselektion, allein wir erinnern uns, dass für jeden Theil des Körpers nicht nur eine Determinante im Keimplasma enthalten ist, sondern so viele, als dasselbe Ide besitzt. Wir müssen also die Zahl unserer Schlitten vermehren, und nun zeigt es sich, dass die Schlittenstösser, d. h. Germinalselektion, die einen Schlitten zwar in der Richtung auf das Ziel weiterbewegen, andere aber in der entgegengesetzten, oder in irgend einer anderen. Wenn wir nun annehmen, alle falsch dirigirten Schlitten müssten auf gefährliches Terrain gerathen und schliesslich in Abgründe stürzen, es würden aber von einem benachbarten Lagerplatz immer wieder so viele neue Schlitten an den Anfangspunkt der Schlittenbahn gebracht, als verunglückt sind, um nun die Fahrt nach dem Ziel auch ihrerseits zu versuchen, so wird es schliesslich dahin kommen, dass die geforderte Zahl von Schlitten sich am Ziel zusammenfindet, d. h. dass die Neu-Anpassung erfolgt ist.

Die Abgründe repräsentiren die Vernichtung der minder guten Variationsrichtungen, der immer wieder nachrückende Ersatz von Schlitten aber die Beimischung neuer Ide durch Amphimixis. Laufen alle Schlitten in falscher Richtung, so gehen sie alle zu Grunde, d. h. das betreffende Individuum unterliegt mit sämmtlichen Iden seines Keimplasmas, es verschwindet aus dem Bestand der Art. Läuft aber nur ein Theil derselben richtig, so ist dafür gesorgt, dass dieser Theil in der folgenden Generation, also bei der Fortsetzung des Schlittenrennens sich mit richtig fahrenden Schlitten einer anderen Gruppe (d. h. mit der halben Idezahl eines anderen Keimplasmas in Amphimixis) verbindet.

Es ist nicht möglich, das Bild noch weiter zu führen, aber es macht vielleicht doch klar, wieso Germinalselektion die einzige

bewegende Triebkraft der Organismen sein, und dennoch ihre Resultate nur zum kleinsten Theil von ihr, zum grössten aber von den äusseren Bedingungen bestimmt werden können. Wir verstehen, wieso eine bestimmt gerichtete Variation bestehen kann, und wie es doch nicht sie ist, welche Arten, Gattungen, Ordnungen und Klassen schafft, sondern die Auswahl und Combination der von ihr dargebotenen Variationsrichtungen durch die Lebensbedingungen, und zwar von Schritt zu Schritt. Es gab keine Variationsrichtung vom Landsäuger zum Wal, aber es gab Variationsrichtungen der Nasenlöcher nach aufwärts gegen die Stirn hin, es gab Variationsrichtungen der Hinterbeine nach Verkleinerung hin, der Lungen nach Verlängerung hin, der Haut des Schwanzes nach Verbreiterung hin. Jede dieser Variationsrichtungen war aber immer nur eine von mehreren, und dass gerade diese nach dem »Ziel« führenden eingeschlagen wurden, lag daran, dass die anderen alle nach und nach in die Abgründe der falschen Bahnen stürzten, d. h. dass sie durch Auslese ausgemerzt wurden. So bietet Germinalselektion die Versöhnung zwischen den so schroff sich entgegenstehenden Meinungen NÄGELI's und DARWIN's, welch' Ersterer Alles auf die hypothetische innere Entwicklungskraft bezog, Letzterer eine solche verwerfend das Entwicklung-bestimmende Moment hauptsächlich, wenn auch nicht ausschliesslich, in Naturzüchtung erblickte. Die internen Kämpfe um die Nahrung, welche wir im Keimplasma annahmen, stellen ja eine innere Triebkraft dar, allerdings nicht im Sinne NÄGELI's, der dabei an eine Bestimmung im Grossen und Ganzen dachte, aber doch eine Triebkraft, die für die einzelnen Determinanten richtungsbestimmend ist, und die dadurch bis zu einem gewissen Betrage es auch für die Gesammtentwicklung sein muss; denn nur die überhaupt möglichen Variationen der in einem Keimplasma vorhandenen Determinanten können von Naturzüchtung ausgewählt, kombinirt und gesteigert werden; nicht jedes Keimplasma aber kann jede beliebige Variation liefern, sein Determinanten-Gehalt bedingt es, welche möglich und welche unmöglich ist, und darin liegt eine bedeutsame Beschränkung für die Thätigkeit der Naturzüchtung, und bis zu einem geringen Betrag auch eine steuernde, richtungsbestimmende Kraft der inneren Triebfeder, der Germinalselektion.

Der wesentlichste Unterschied zwischen DARWIN's und meiner Auffassung der Form-Umwandlungen liegt darin, dass Jener seine Naturzüchtung nur mit Variationen arbeitend dachte, Variationen, die nicht nur selbst zufällige sind, sondern deren Steigerung auch lediglich

wiederum auf Naturzüchtung beruht, während nach meiner Vorstellung Naturzüchtung schon Variationsrichtungen vorfindet, die aus internen Gründen sich steigern und durch Naturzüchtung nur in einer immer grösseren Majorität von Iden in einem Keimplasma durch Auslese der Individuen gesammelt werden.

Auf unsere Vorstellung vom Zustandekommen eines Artbildes hat das insofern Einfluss, als meine intragerminalen Variationsrichtungen nicht nothwendig und immer zufällige im gewöhnlichen Sinn zu sein brauchen, obgleich sie es in den meisten Fällen sind. Wenn durch irgend welche klimatische oder andere Einflüsse gewisse Determinanten in bestimmte Variationsrichtungen getrieben werden, wie wir es z. B. bei den klimatischen Varietäten mancher Schmetterlinge kennen gelernt haben, dann müssen die entsprechenden Determinanten aller Individuen in der gleichen Richtung variiren, und es kommt somit bei allen Individuen der Art, die demselbem Einfluss unterliegen, auch die gleiche Abänderung zu Stande. Das sind also Umwandlungen, die ganz so aussehen, als erfolgten sie durch eine »innere Entwicklungskraft« von der NÄGELI'schen Art, und die Einheitlichkeit des Artbildes kann dadurch nicht gestört werden.

Ebensowenig wird dies geschehen, soweit ich sehe, wenn die Veränderung einer Art nur auf neuen Anpassungen und ihren internen Consequenzen beruht, denn wenn ein bestimmter Organismus sich bestimmten neuen Bedingungen anpassen soll, so wird er das meistens nur auf einem Wege thun können, und so wird Naturzüchtung immer dieselben zweckmässigen Variationsrichtungen zur Nachzucht übrig lassen, und die Einheitlichkeit des Artbildes kann auch auf diesem Wege nicht auf die Dauer gestört werden. Je vortheilhafter dann die neuen Lebensbedingungen sich erweisen, und je mannichfaltiger sie sich ausnutzen lassen, um so stärker wird die zuerst angepasste Art sich vermehren, und je stärker sie sich vermehrt, um so mehr Anlass wird sich für ihre Descendenten finden, sich spezieller den verschiedenen Möglichkeiten der Ausnutzung der neuen Situation anzupassen, und so entstehen aus einer im Allgemeinen nur der neuen Situation angepassten Stammart weitere, den spezielleren Möglichkeiten angepasste Formen. Ich denke dabei wieder an unser früheres Beispiel von den Walen, die aus pflanzenfressenden Strand- oder Flusssäugern hervorgegangen, sich seit der Triaszeit zu einer ansehnlichen Zahl von Artengruppen entwickelt haben. Allen gemeinsam sind die das Leben als Wasserthier bedingenden allgemeinen Anpassungen, die natürlich, sobald sie einmal gewonnen waren, nicht

wieder verloren gehen durften, noch konnten, also die Fischgestalt, die Flossen, die Anpassungen der Athmungs- und der Gehörorgane u. s. w., aber jede der heutigen Gruppen von Walen hat wieder ihren besonderen Lebenskreis, den sie sich durch untergeordnete Anpassungen dienstbar gemacht hat, so die Delphine mit ihren Schnabelkiefern und den zwei Reihen kegelförmiger Zähne, dem lebhaften Temperament, den schnellen Bewegungen und der Ernährung von Fischen; so die Bartenwale mit ihrem enormen Rachen, dem Seihapparat der Fischbeinbarten und der Ernährung von kleinen Weichthieren. Aber jede dieser Gruppen hat sich wieder in Arten gespalten, und wenn wir auch hier das Prinzip der Anpassung wieder als das massgebende und leitende der Entwicklung geltend machen, so sind wir doch nicht mehr im Stand, diese Annahme für den einzelnen Fall zu erweisen, da wir die Lebensbedingungen der Arten viel zu wenig genau kennen, um ihre Eigenthümlichkeiten des Baues als Anpassungen an dieselben nachweisen zu können. Aber theoretisch lässt es sich sehr wohl denken, dass dabei Anpassung an spezialisirtere Lebenskreise das leitende Moment war, und wenn dies der Fall — wie wir es für die zwei Hauptgruppen und für die ganze Klasse nachgewiesen haben — dann muss die Übereinstimmung des Baues nothwendig allein dadurch, d. h. durch die fortgesetzte Auswahl der Passendsten zu Stande kommen; wir bedürfen keines weiteren Erklärungsprinzips für das Zustandekommen eines Artbildes.

Dieses »Bild« wird dann auch nicht durch ein unbestimmtes, schwankendes Variiren der Stammart nach allen möglichen Richtungen erreicht werden, sondern wird im Allgemeinen auf dem geradesten und kürzesten Weg erreicht werden. Wohl muss die Stammart einigermassen dabei ins Schwanken gerathen, da ja zunächst nicht blos die »zielstrebigen«, sondern auch andere Variationsrichtungen im Keimplasma hervortreten werden, aber nach und nach werden diese, weil immer von Neuem wieder durch Auslese entfernt, immer seltener werden, und die grosse Mehrheit aller Individuen wird dieselbe Variationsstrasse ziehen, geleitet von der in der einmal eingeschlagenen Richtung weiterarbeitenden Germinalselektion; nach kurzer Variationsperiode, die sich natürlich nicht immer auf den ganzen Organismus, sondern sehr wohl auch nur auf einzelne Theile beziehen kann, wird eine stetige, geradlinige Entwicklung auf das »Ziel«, d. h. auf die volle Anpassung hin eintreten, so wie es uns die Steinheimer Planorbis-Schnecken vor Augen führen.

Dabei aber werden wir nicht vergessen, dass Naturzüchtung

wesentlich auf Grundlage geschlechtlicher Fortpflanzung arbeitet, die mit ihrer Reduktion der Ide und ihrer stets wieder erneuten Mischung der Keimplasmen die vorhandenen Abänderungsrichtungen miteinander vermischt und dadurch über die Individuen eines ganzen Wohngebietes immer gleichmässiger ausbreitet. Geschlechtliche Fortpflanzung, stete Vermischung der zur Nachzucht ausgewählten Individuen ist also ein wenn nicht unentbehrlicher, so doch jedenfalls höchst wirksamer und wichtiger Faktor bei dem Zustandekommen des Artbildes.

Aber nicht blos bei Artumwandlung durch Neuanpassung wird geschlechtliche Mischung so wirken, sondern auch bei Abänderungen aus rein germinalen Ursachen. Wir haben schon bei Besprechung der Isolirung gesehen, wie isolirte Kolonien dadurch ein eigenartiges, von der Stammform etwas abweichendes Gepräge erhalten können, dass irgend eine germinale Entwicklungsrichtung in ihnen dominirt, die auf dem Stammgebiet nur selten vorkam und sich deshalb dort nicht geltend machen konnte. Auf dem isolirten Gebiet wird sie sich zwar auch mit den übrigen vorhandenen germinalen Tendenzen mischen, aber das Mischungsresultat wird ein anderes sein, und die weitere Entwicklung der betreffenden Variationsrichtung wird hier möglicherweise nicht unterdrückt werden.

Wir werden uns deshalb nicht wundern dürfen, wenn wir thatsächlich die Artbilder in so sehr verschiedener Schärfe uns entgegen treten sehen. Wenn eine Art über ein weites, zusammenhängendes Gebiet verbreitet ist, aber nicht völlig gleichmässig, sondern sporadisch, so wird es zum Theil von dem Isolirungsgrad der einzelnen sporadischen Wohnplätze gegeneinander abhängen, ob die Einzel-Kolonien genau dasselbe Artbild aufweisen, oder ob sie etwas voneinander abweichen. Handelt es sich um ein langsames Thier, etwa eine Schnecke, so wird das Zuströmen von Blut aus der benachbarten Sporadenkolonie ein viel langsameres sein, als z. B. bei einem sesshaften Vogel, etwa einem Specht. Es würde sicherlich viele interessante Resultate ergeben, wenn man die zahlreichen genauen Untersuchungen über die geographische Verbreitung der Arten und ihrer Rassen mit Rücksicht auf diese Fragen fortsetzen wollte, man würde sicher dem Zustandekommen des Artbildes dadurch näher kommen. Freilich wäre es aber dabei unerlässlich, auch die biologischen Beziehungen der betreffenden Thiere genau zu kennen, und die ganze Artgeschichte, soweit als möglich, zurückzuverfolgen, die Einwanderungszeit, die Ausbreitungsweise und -Richtung festzustellen u. s. w.

Nichts zeigt deutlicher die ungeheure Länge der Constanzperioden der Arten, als die weite Verbreitung des gleichen Artbildes auf sporadischen oder sogar auf verschiedenen voneinander völlig isolirten Wohngebieten. Wenn, wie wir sahen, dieselben Tagfalter auf den Alpen und im höchsten Norden leben, so sind dieselben seit der Eiszeit unverändert geblieben, denn das Schwinden derselben hat sie an ihre heutigen Wohnstätten geführt, und wenn andere Tagfalter auf den Alpen heute in irgend einem unbedeutenden Fleck oder Strich abweichen von den Genossen in der arktischen Zone (Lappland, Sibirien oder Labrador), so sind sie also in diesem langen Zeitraum seit der Eiszeit zwar voneinander abgewichen, aber nur minimal, und in Charakteren, die möglicherweise lediglich auf Germinalselektion beruhen, da sie schwerlich als Anpassungen zu betrachten sind.

Es sei mir aber gestattet, noch einen der wenigen mir bekannten Fälle zu erwähnen, in welchem wir auf isolirtem Gebiet eine kleine Abweichung vom sonstigen Artbild auftreten sehen, die unzweifelhaft auf Anpassung beruht. Der Nusshäher, Caryocatactes nucifraga, lebt nicht nur auf unseren Alpen und Voralpen und auf dem Schwarzwald, sondern auch in den Wäldern Sibiriens, und die dortigen Vögel unterscheiden sich von unseren Stücken durch kleine Veränderungen des Schnabels, welcher dort etwas länger und dünner, bei uns kürzer und kräftiger ist. Dieser Unterschied aber hängt nach der Ansicht der Ornithologen damit zusammen, dass die Thiere bei uns vor Allem von den harten Haselnüssen leben, die sie mit dem Schnabel aufhacken, daneben auch noch von Eicheln, Bucheckern und in den Alpen von Zirbelnüssen, während sie in Sibirien vorwiegend die tief in den Zapfen versteckten Samen der sibirischen Ceder fressen, dagegen keine Haselnüsse. So finden wir in Sibirien den Schnabel schlank, der Oberschnabel überragt pfriemenartig um etwa 2,5 mm den Unterschnabel und dient wohl hauptsächlich dazu, die Cedernüsse hinter den Schuppen hervorzuholen. In den Alpen zerhacken die Thiere mit ihrem dicken, derben Schnabel (var. pachyrhynchus) den ganzen Zapfen der Zirbelkiefer vollständig, wie ich denn öfters im Oberengadin, wo der Nusshäher häufig ist, den Boden unter den Zirbelkiefern von den zerhackten Trümmern seiner Mahlzeiten ganz bedeckt sah. Ausser diesen Schnabel-Unterschieden unterscheiden sich die beiden Rassen nur noch dadurch, dass die Alpenform kräftiger, die sibirische zierlicher ist, und dass bei Ersterer die weisse Endbinde am Schwanz schmal (etwa 18 mm breit) ist, bei der sibirischen breiter (etwa 27 mm breit).

Solche Fälle von Abänderung einzelner Theile auf verschiedenem Wohngebiet scheinen mir theoretisch bedeutungsvoll, weil sie von Neuem die Vorstellung zurückweisen, welche die Art als einen »Lebens-Krystall« ansehen möchte, der so ist, wie er ist, oder der nicht ist, an welchem also einzelne Theile nicht geändert werden können. Der Fall vom Nusshäher hat noch dadurch Interesse, weil er einer der wenigen ist, in dem wir die Neuanpassung eines einzelnen Charakters ohne Abänderung der meisten übrigen Charaktere begegnen.

Nur in einem wesentlich veränderten Sinn wird man die Species, wie jede Lebenseinheit, einem Krystall vergleichen können, insofern die Theile miteinander in Harmonie stehen, oder, wie ich schon vor langen Jahren es ausdrückte, sich in einer Gleichgewichtslage befinden, wie sie durch die Thätigkeit der Intraselektion geschaffen werden muss. Aber man wird damit nur die faktische Zusammenpassung der Theile zum Ganzen meinen dürfen, nicht eine prinzipielle; die Arten sind veränderbare Krystalle; man wird überhaupt die Constanz einer Art in allen ihren Theilen als Etwas durchaus relatives ansehen, das sich jederzeit ändern kann, und das im Verlauf langer Zeiträume sogar immer sich einmal ändern wird. Aber je länger die Anpassung einer Art an neue Bedingungen schon anhält, um so konstanter wird sie ceteris paribus werden, und um so langsamer veränderlich, und zwar aus doppeltem Grunde: einmal weil die in der zweckmässigen Richtung variirenden Determinanten immer schärfer ausgewählt, immer genauer angepasst, somit also auch immer ähnlicher untereinander werden, und dann, weil nach unserer Voraussetzung niemals die homologen Determinanten aller Ide eines Keimplasmas richtig variiren, weil vielmehr immer ein Theil unveränderter Ahnen-Ide im weiteren Verlauf der Phylogenese noch mitgeführt, und nur allmälig durch den Zufall der Reduktionstheilung entfernt wird. Je vollständiger aber solche unveränderte Ide aus dem Keimplasma der Art ausgeschaltet werden, um so weniger leicht können sie sich noch in Rückschlägen, oder in Unreinheiten der neuen Art-Charaktere geltend machen. Ich erinnere an die Rückschläge der Rassentauben auf die Felsentaube, an die Rückschläge der weissen Datura-Arten auf blaue, an das hipparionartige dreizehige Pferd Julius Caesars u. s. w. Die unveränderten Ahnen-Ide, welche hier nur ganz ausnahmsweise einmal zur Geltung gelangen, werden — so lange sie noch in grösserer Zahl im Keimplasma vorhanden sind, die neuen »Species-Charaktere« häufig noch schwankend machen, aber sie müssen um so seltener im Keimplasma einer Art werden, je zahlreichere Generationen

derselben bereits durch das Sieb der Naturzüchtung hindurchgingen, je öfter solche Keimplasmen, welchen der Zufall der Reduktionstheilung und Amphimixis eine Majorität von Iden mit veralteten Determinanten zugetheilt hatte, durch Personal-Auslese aus dem Bestand der Art ausgeschieden wurden. Je öfter dies schon geschah bei einer Art, um so seltener wird es wieder vorkommen, und um so konstanter wird das »Bild« der Art werden ceteris paribus.

Wenn wir nun noch hinzunehmen, dass die Anpassungen wohl immer langsam vor sich gehen, so dass jede zweckmässige Variationsrichtung des Keimplasmas Zeit hat, sich über ungezählte Schaaren von Individuen auszubreiten, so erhalten wir eine ungefähre Vorstellung davon, wieso es bei Neuanpassungen allmälig zur Bildung eines immer schärfer umrissenen Artbildes kommen muss.

Aber damit haben wir uns nur die morphologische Seite der Frage nach der Natur der Species zurecht gelegt, es gibt aber auch eine physiologische, und diese hat sogar lange Zeit eine bedeutende Rolle in der Definition des Artbegriffes gespielt. Es galt bis zu DARWIN's Zeiten für ausgemacht, dass Arten sich nicht miteinander vermischen im Naturzustand, dass sie zwar in seltenen Fällen gekreuzt werden können und dann auch Nachkommen hervorbringen, dass aber diese Letzteren unfruchtbar bleiben.

Wenn wir nun auch heute wissen, dass diese Angaben doch nur relative Geltung beanspruchen dürfen, dass es vor Allem zahlreiche höhere Pflanzen gibt, die vollkommen fruchtbare Bastarde liefern, so ist es doch immerhin eine auffallende Erscheinung, dass bei höheren Thieren, den Säugern und Vögeln, das alte Gesetz wirklich Gültigkeit besitzt, und Mischlinge zweier Arten selten wieder fruchtbar sind. Die beiden Kreuzungsprodukte von Pferd und Esel z. B., das Maulthier und der Maulesel, pflanzen sich niemals unter sich, und nur ganz ausnahmsweise mit einer der Stammarten fort.

Es fragt sich also, worin diese Wechsel-Sterilität der Arten ihren Grund hat, ob sie der nothwendige Ausfluss der morphologischen Verschiedenheit der Arten ist, oder nur eine zufällige Begleiterscheinung, oder vielleicht gar die Voraussetzung der Artenbildung, ihre nothwendige Vorbedingung.

Das Letztere war die Meinung von ROMANES. Er stellte sich vor, dass eine Art sich nur dann in zwei neue Arten spalten könne, wenn sie entweder geographisch in zwei isolirte Gruppen getrennt würde, oder physiologisch, d. h. wenn sexuelle Entfremdung innerhalb der Art sich einstellte, so dass nicht mehr alle Individuen sich

untereinander paarten, sondern Gruppen entstünden, die wechselsteril miteinander wären. Erst nachträglich sollten diese Gruppen auch in Bezug auf den übrigen Bau des Körpers verschieden werden können. Er nannte diesen supponirten Vorgang »physiologische Selektion«. Seine Vorstellung beruhte — wie mir scheint — auf einer zu niedrigen Werthschätzung der Macht der Naturzüchtung; er glaubte, im Beginn einer Artspaltung müssten auch adaptive Varietäten immer wieder zusammenschmelzen durch die fortwährend stattfindende Kreuzung; nur geographische Isolirung, oder aber sexuelle Entfremdung, d. h. eben seine physiologische Selektion könnten dies verhindern. Dass aber eine Anpassung an zwei und selbst mehrere Lebensbedingungskreise sehr wohl auf ein und demselben Wohngebiet vor sich gehen kann, beweisen schon die di- und polymorphen Arten zur Genüge. Bei manchen Ameisen begegnen wir vielerlei Individuen, die beiden Geschlechtsthiere, Arbeiterinnen und Soldaten, und die beiden Letzteren unterscheiden sich zweifellos durch adaptive, auf Naturzüchtung zu beziehende Unterschiede. Dasselbe ist der Fall bei den der Farbe ihrer Umgebung in doppelter Weise angepassten Raupen. Wenn also selbst die Individuen ein und derselben Art in zwei oder mehr verschiedene Formen und Anpassungs-Combinationen zerlegt werden können, während sie sich doch ohne Unterbrechung miteinander vermischen, so ist Naturzüchtung zweifellos im Stande, trotz fortwährender Vermischung der voneinander weichenden Typen, sie dennoch zu trennen und vollständig scharf zu scheiden. Es kann also sicherlich auf demselben Wohngebiet eine Art sich sowohl einfach verändern, als auch in zwei Arten spalten, ohne dass wir physiologischer Selektion dazu bedürften. Theoretisch ist es ja auch unbestreitbar, dass von zwei Varietäten, welche beide gleich gut gestellt sind im Kampf um die Existenz, eine durch Kreuzung entstehende Mischform sich nicht halten kann. Denken wir z. B. an jene theils grünen, theils braunen Raupen und nehmen an, dass das Grün die Raupe ebensogut schütze, als das Braun, so müssten beide Formen gleich häufig vorkommen, die Mischform zwischen beiden aber, die weder dem Grün der Blätter, noch dem Braun des Bodens angepasst wäre, würde zwar vielleicht vorkommen, aber sie würde auch immer wieder ausgetilgt werden. Vorkommen würde sie deshalb, weil die Falter selbst gleich sind, mögen sie grünen oder braunen Raupen ihren Ursprung verdanken, demnach also zuerst wenigstens alle sexuellen Combinationen gleich wahrscheinlich sind.

Ich glaube deshalb nicht an eine »physiologische Selektion« im Sinne von ROMANES, als eine unerlässliche Vorbedingung der Artspaltung; ganz etwas Anderes aber ist es, ob nicht die so häufig zu beobachtende Sterilität zwischen Arten umgekehrt hervorgerufen wurde durch Naturzüchtung behufs leichterer Scheidung beginnender Arten. Denn es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der Prozess der Scheidung zweier neuer, oder auch einer neuen von einer alten Form wesentlich erleichtert werden würde, wenn sich gleichzeitig mit den sonstigen Abänderungen noch sexuelle Abneigung oder geringere Fruchtbarkeit der Kreuzungen einstellen könnte. Dies müsste nützlich sein, da die reinlich und scharf gesonderten Varietäten besser ihrem Lebenskreis angepasst sind und es im Laufe der Generationen noch immer mehr werden, als Mischlinge. Sobald es aber nützlich ist, so muss es auch wirklich werden, wofern es überhaupt möglich ist. Es ist aber möglich, wie schon gezeigt wurde, da es sich bei beiden Abweichungen nur um quantitative Variationen schon vorhandener Eigenschaften handelt: Sexualanziehung, mag sie auf feinsten chemischen Stoffen, Gerüchen oder auf uns unbekannten, sich ergänzenden Spannungen beruhen, immer wird sie schwanken können nach oben und nach unten, und Plus- oder Minus-Determinanten, die diesen noch unbekannten Eigenschaften im Keimplasma zu Grunde liegen, müssen fortwährend sich darbieten und müssen den Ausgangspunkt für Selektionsprozesse germinaler und personaler Art bilden können, welche Sexual-Abneigung und relative Sterilität zwischen den Varietäten hervorrufen. Ich halte deshalb den Gedanken von ROMANES insoweit für richtig, als Artentrennung gewiss in vielen Fällen von zunehmender sexueller Abneigung und Wechsel-Sterilität begleitet sein wird. Während aber ROMANES meinte, »in keinem Falle könnte Naturzüchtung die Ursache« der Sterilität gewesen sein, glaube ich im Gegensatz dazu, dass eine solche nur durch Naturzüchtung hervorgerufen sein kann; sie entsteht einfach, wie alle Anpassungen, durch Personalselektion auf Grund von Germinalselektion, und ist nicht eine Vorbedingung der Trennung zweier Variationstendenzen, sondern eine Anpassung an die Zweckmässigkeit dieser möglichst rein und sauber auszuführenden Trennung; denn es ist ein offenbarer Vortheil für jede der beiden auseinanderweichenden Variationsrichtungen, wenn sie möglichst wenig miteinander vermischt werden.

Damit stimmt es, dass keineswegs jedes formliche Ausein-

anderweichen einer Art von sexueller Entfremdung begleitet zu sein braucht, dass also die so häufig vorhandene Wechsel-Sterilität nicht eine unvermeidliche Begleiterscheinung der Differenzen im sonstigen Bau sind.

Dass dem nicht so ist, beweisen in erster Linie unsere Hausthiere. Wie stark sind nicht die Verschiedenheiten des Baues zwischen den verschiedenen Tauben- und Hühnerrassen, und auch die Hunderassen weichen formlich, besonders schon in der Statur und Grösse des Körpers erheblich voneinander ab. Dennoch vermischen sie sich alle fruchtbar miteinander und geben fruchtbare Nachkommen. Sie sind eben Produkte der künstlichen Züchtung des Menschen, der kein Interesse daran hatte, sie gegenseitig steril zu machen, sie sind nicht auf sexuelle Entfremdung, sondern lediglich auf anderweitige Eigenschaften gezüchtet.

Die Trennung der Thierarten in mehrere auf demselben Wohngebiet wird wohl meist von Züchtung sexueller Entfremdung begleitet worden sein, da dieselbe in diesem Falle, wenn auch nicht unentbehrlich, doch sehr nützlich gewesen sein muss. Anders wohl steht die Sache bei der Umprägung einer Artkolonie auf geographisch isolirtem Gebiet. Reine Amixie-Formen, wie Vanessa Ichnusa von Corsica werden schwerlich der Stammart sexuell entfremdet sein; es handelte sich hier nur um das Überwiegen einer zufälligen und biologisch werthlosen Variation und ihrer dadurch bewirkten Erhebung zur Varietät; die neue Form war keine Anpassung, sondern nur eine Veränderung, und da sie nutzlos war, vermochte sie auch nicht einen Züchtungsprozess zu ihrer Förderung anzuregen.

Aber auch adaptive Umwandlungen werden auf isolirtem, der Stammart verschlossenem Gebiet schwerlich so bald zu sexueller Entfremdung gegen diese führen, und es würde mich gar nicht wundern, wenn z. B. der Versuch volle Fruchtbarkeit zwischen vielen der Achatinella-Arten der Sandwich-Inseln, oder Nanina-Arten von Celebes ergäbe, oder zwischen den Drossel-Arten der verschiedenen Inseln des Gallapagos-Archipels, oder zwischen diesen und der benachbarten Stammart des Festlandes, falls diese noch unter den Lebenden ist. Denn für alle solche isolirt entstandenen Anpassungsformen bestand kein Grund, sexuelle Entfremdung von der Stammart auszubilden, und so wird sie auch nicht entstanden sein.

Dass unsere Auffassung der Wechsel-Sterilität zwischen Arten als einer Anpassung an den Nutzen scharfer Art-Abgrenzung die richtige ist, beweisen aber ausser den Hausthierrassen besonders noch die

Pflanzen, bei denen es ganz besonders deutlich hervortritt, dass die sexuellen Beziehungen zwischen zwei Arten in der That Anpassungserscheinungen sind.

Wir haben früher schon gesehen, in wie auffallender Weise die Empfänglichkeit der Narbe einer Blume für den eigenen Pollen regulirt ist, wie einige Arten vom eigenen Pollen überhaupt nicht befruchtet werden, wie andere mit ihm nur wenige Samen geben, während noch andere Arten völlig fruchtbar mit ihm sind, so fruchtbar, wie mit fremdem Pollen. Wir haben diese Abstufungen sexueller Empfänglichkeit als Anpassungen an den völlig oder nur mässig gesicherten, oder aber den gänzlich ausbleibenden Insektenbesuch aufgefasst, jetzt möchte ich diese Fälle, wie auch die früher besprochene Heterostylie einiger Blumen als einen Beleg für die eben Ihnen gegebene Auffassung der Wechsel-Sterilität zwischen Arten geltend machen. Doch das nur im Vorübergehen. Worauf ich hauptsächlich Ihre Aufmerksamkeit lenken möchte, das ist die Wechsel-Fruchtbarkeit vieler Pflanzenarten. Bei niederen wie höheren Pflanzen kommen fruchtbare Bastarde in freier Natur nicht allzu selten vor, und kultivirte Bastarde, wie eine aus zwei Kleearten gemischte neue Form, Medicago media, pflanzt sich schon seit längerer Zeit unter sich fruchtbar fort. Eine Menge Phanerogamen geben fruchtbare Mischlinge, und bei Orchideen hat man sogar Arten verschiedener Gattungen mit Erfolg gekreuzt und wieder Nachkommen erhalten, ja in einzelnen Fällen diese Nachkommen mit einer dritten Gattung erfolgreich gekreuzt.

Wenn irgend Etwas, so zeigt diese Thatsache, dass ganz andere Dinge massgebend sind für die Entstehung von Wechsel-Sterilität, als der morphologische Abstand der Arten voneinander, kurz gesagt: die Differenz des Artbildes. Man hat sich bei der Beurtheilung dieser Verhältnisse lange Zeit hindurch allzusehr von den Erfahrungen an Thieren bestimmen lassen, bei welchen vermuthlich relative Wechsel-Sterilität viel leichter auch da entsteht, wo sie nicht beabsichtigt (sit venia verbo!) war. Die Begattung schon, noch mehr aber die Reifungszeiten, Reifungsverhältnisse von Samen und Ei, ferner die kleinsten Details im Bau der Samenzelle, der Eischale u. s. w. kommen hier in Betracht und können Wechsel-Sterilität, oder auch, wie BORN gezeigt hat, einseitige Sterilität bedingen. Durch STRASBURGER wissen wir, dass eine Menge von Phanerogamen, wenn sie künstlich mit weit entfernten Arten fremder Gattungen und Familien bestäubt werden, dennoch wenigstens dem Pollenschlauch in den Fruchtknoten

einzudringen gestatten, und dass in manchen Fällen auch wirklich Amphimixis erfolgt. Wir werden deshalb nicht zu viel Gewicht auf die allerdings beinahe ausnahmslose Wechsel-Sterilität der höheren Thierarten legen dürfen, und uns mit mehr Vertrauen vielmehr an die Pflanzen wenden.

Bei diesen nun findet sich sehr weit verbreitet Wechsel-Fruchtbarkeit der Arten. Ich zweifle allerdings, ob die Beobachtungen hier schon genügen, um einen sicheren Schluss auf die Bedeutung der Erscheinung für die Artbildung zu ziehen; man sieht wenigstens nicht recht, warum bei so vielen Pflanzenarten die Wechsel-Sterilität bei der Artentrennung nicht nothwendig oder nützlich war, warum sie sich also nicht ausbildete. Man könnte ja auf die Ortsbewegung der Thiere, als auf den Hauptgrund hinweisen, und dieses Moment wird gewiss auch dabei mitspielen, aber die so verbreitete Kreuzung der Blumen durch Insekten hebt offenbar die mangelnde Ortsbewegung der Pflanzen in Bezug auf geschlechtliche Vermischung zum Theil wieder auf. Mir ist es nicht bekannt, ob die Orchideenarten, die fruchtbar miteinander sind, etwa verschiedenen Ländern angehören, so dass man ihre isolirte Entstehung annehmen kann, oder ob fruchtbare Orchideenarten desselben Wohngebietes etwa von anderen Insekten gekreuzt werden und dadurch sexuell voneinander isolirt sind, und was könnte da nicht sonst noch Alles in Betracht kommen. Vermuthlich sind derartige Beziehungen überhaupt noch nicht erwogen, und was davon bekannt ist, doch nicht benutzbar gemacht; zukünftige Forschungen und Erwägungen werden darüber Klarheit bringen müssen.

Jedenfalls aber sehen wir aus der Häufigkeit der Wechsel-Fruchtbarkeit bei Pflanzen, dass Wechsel-Sterilität keine conditio sine qua non der Artspaltung ist, und wir werden uns hüten, ihr auch bei Thieren ein allzu grosses Gewicht beizulegen. Germinalselektion ist ein Vorgang, der nicht nur die Grundlage jeder Personalselektion bildet, sondern der auch im Stande ist, allein für sich ohne die gewöhnliche Beihülfe von sexueller Vermischung ein neues Artbild hervorzurufen. Auch können wir nicht mit Sicherheit bestreiten, dass nicht auch ohne Amphigonie ein gewisser Grad von Personalselektion durchgeführt werden könne auf Grund günstiger Variationsbahnen des Keimplasmas. Es wäre verfrüht, darüber schon jetzt eine feste Ansicht aussprechen zu wollen, aber die verschiedenen Fälle von rein asexueller oder parthenogenetischer Fortpflanzung in artenreichen Pflanzengruppen legen diese Vermuthung nahe.

Das auffallendste Beispiel dafür dürften wohl die Flechten (Lichenes) sein, deren symbiotisches Wesen wir früher besprochen haben, und bei welchen — heute wenigstens — weder der Pilz noch die mit ihm associirte Alge sich geschlechtlich fortpflanzen soll. Wenn dies sicher ist, dann muss die Existenz so zahlreicher, wohlmarkirter Arten von Flechten auf die eben ausgesprochene Vermuthung hinleiten, und man müsste sich vorstellen, dass allein durch stete Scheidung der nützlichen von den unbrauchbaren Variationen der Determinanten, und durch rein germinale Steigerung der überlebenden Variationsrichtungen die Einheitlichkeit des Artbildes hier erreicht worden sei.

Allerdings könnte ja die Aneinanderpassung von Algen und Pilzen, und die Bildung der Flechtenarten möglicherweise schon lange vor heute, und zwar zu einer Zeit erfolgt sein, in welcher geschlechtliche Fortpflanzung noch bestand, mindenstens doch bei dem einen der betheiligten Organismen, dem Pilz. Die Ascomyceten, zu welchen die meisten Flechtenpilze zählen, besitzen heute, wie ich schon früher anführte, den Vorgang der Amphimixis meist nicht mehr; ob sie ihn früher besessen haben müssen oder doch können, wird vielleicht noch entscheidbar sein. Da die Gruppe der Thallophyten eine uralte ist, so wäre es nicht undenkbar, dass die heutigen Arten der Flechten schon seit langer Zeit bestehen und in grauer Vorzeit unter Beihülfe der Amphimixis entstanden sind.

Es würde auch kein Einwurf gegen diese Annahme sein, dass es heute gelungen ist, neue Flechten zu machen, indem man Algen und Pilze zusammenbrachte, welche bis dahin sich fremd gewesen waren, denn einmal sind dieselben bereits an Flechtenbildung mit anderen Arten angepasst, und dann ist es wohl auch bisher nicht gelungen, solche künstliche Flechten längere Zeit zu züchten und zu spezifischen natürlich ausdauernden Formen sich entwickeln zu sehen.

Sollte aber diese Vermuthung sich als unwahrscheinlich, oder gar als geradezu irrig erweisen lassen, dann läge in der Existenz der Flechtenarten ein scharfer Beweis dafür, dass das »Bild« der Art in erster Linie nicht auf der steten Vermischung der Individuen beruht, sondern auf einem Vorgang, den man am besten als Anpassungs-Gleichheit bezeichnen könnte. Man würde sich vorzustellen haben, dass durch die gleichen äusseren Einflüsse mittelst Germinalselektion in jedem Individuum der beiden Stammarten einer Flechte die gleichen Variationsrichtungen bevorzugt und durch Germinalselektion

in Gang gesetzt würden, etwa so wie das wärmere Klima bei dem Falter Polyommatus Phlaeas eine schwarze Varietät hervorruft, indem eben in allen Individuen die gleichen Determinanten des Keimplasmas in gleicher Weise und Richtung zum Variiren gezwungen werden. Daraus würden dann wohl ganz bestimmte Veränderungen hervorgehen müssen, und indem nur die zweckmässigen Variationsrichtungen überlebten, so könnten auch primitive, wenn auch nicht komplizirte Anpassungen entstehen. Dass aber die Flechten nicht ebensogut, wie alle anderen Organismen an ihre Lebensbedingungen angepasst sein sollten, ist nicht anzunehmen. Ich vermag nicht zu beurtheilen, in wie weit nicht etwa schon ihre Gestalt als Anpassung aufzufassen ist, ob die Bildung von Krusten-Überzügen, von laubartigen Formen, Becher- oder Strauch-Flechten nicht als Anpassung an verschiedenartige Ausnutzung der Lebensbedingungen zu betrachten ist, — wäre das aber auch nicht der Fall, so bliebe doch immer noch die Soredien-Bildung als unzweifelhafte Anpassung derjenigen Flechten, welche sie besitzen, an die Symbiose übrig. Sie können nicht auf direkter Wirkung der Lebensbedingungen beruhen, da sie Fortpflanzungskörper sind, welche vor der Existenz von Flechten überhaupt noch nicht da waren, und erst behufs ihrer leichteren Verbreitung entstanden sind.

Sie sehen, es ist noch Manches unsicher in unseren Vorstellungen von der Umwandlung der Organismen, und noch Vieles bleibt zu thun übrig. Wenn wir aber auch zweifeln, ob Anpassungen bei Vielzelligen zu Stande kommen können ohne Amphigonie, so dürfen wir doch darüber sicher sein, dass umgekehrt das Artbild durch Naturzüchtung auf Grundlage von Amphigonie in jedem einzelsten Zug geändert werden kann, sogar in unsichtbaren Zügen, die nur in veränderten Perioden des Wachsthums sich äussern. Bei gänzlichem Fehlen irgend eines Grades von Isolirung oder von Wechsel-Sterilität, bei gleichmässiger Vertheilung einer beweglichen Art über ein grosses Wohngebiet kann in Bezug auf einen einzigen Charakter dennoch eine Spaltung in Rassen entstehen, einfach nur durch Anpassung an die räumlich verschiedenen klimatischen Bedingungen des Wohngebietes.

Wir haben im Beginn dieser Vorträge einmal von der doppelten Schutzfärbung des »veränderlichen Hasen«, Lepus variabilis, gesprochen, welcher über die arktische Zone der alten und der neuen Welt verbreitet ist, und sich ausserdem noch in den höheren Regionen der Alpen findet. Überall wo Winter und Sommer dauernde Gegen-

sätze bilden, zeigt er dasselbe Artbild, ist im Sommer braun, im Winter weiss, aber gerade in Bezug auf diesen Wechsel der Färbung bildet er gewissermassen Rassen, denn je nach der Dauer des Winters ist er längere oder kürzere Zeit weiss, in Grönland alle zwölf Monate des Jahres hindurch, im nördlichen Norwegen schon nur acht bis neun Monate lang, in den Alpen sechs bis sieben Monate lang, im südlichen Schweden und in Irland aber gar nicht, dort bleibt er auch im Winter braun, ganz wie unser gewöhnlicher Hase, Lepus timidus. Es handelt sich hier nicht etwa um eine direkte Wirkung der Kälte, sonst müsste die Art auch im südlichen Schweden im Winter weiss werden, da es auch dort an starker Winterkälte nicht fehlt, aber der Boden bleibt in Süd-Schweden nicht so lange und nicht so ununterbrochen von Schnee bedeckt, und so würde das Weiss den dortigen Hasen ebenso oft, oder vermuthlich häufiger nachtheilig, als nützlich sein, und die frühere Doppelfärbung ist deshalb durch Naturzüchtung wieder rückgängig gemacht worden. Der Wechsel der Färbung ist also erblich fixirt, wie auch dadurch bewiesen wird, dass Alpenhasen, die man unten im Thal gefangen hielt, doch zur gewohnten Zeit das weisse Kleid anlegten, was der gewöhnliche Hase niemals thut.

Wie nun im südlichen Schweden die Winterfärbung ganz in Wegfall kam, so ist von dort bis in die arktische Zone hinauf umgekehrt die Sommerfärbung immer mehr zurückgedrängt worden, bis sie zuletzt im höchsten Norden völlig aus den Charakteren der Art verschwand. Wir sehen also, wie die Doppelfärbung überall wo die Art lebt, genau den äusseren Bedingungen entsprechend regulirt ist in Bezug auf die Dauer des Winterpelzes. Es gibt eine rein weisse, eine rein braune und eine wechselfarbige Rasse, und Letztere sondert sich wieder in eine mit sechsmonatlichem und eine mit achtmonatlichem Winterkleid. Vermuthlich könnte man von der Letzteren noch mehrere unterscheiden, wenn man die verschiedenen Regionen der skandinavischen Halbinsel von Süden nach Norden hin einzeln untersuchte. Dass nun die Dauer des Winterkleides hier im Keimplasma ihren Sitz hat, und keineswegs blos direkt vom früheren oder späteren Eintritt der Kälte abhängt, wird schon durch die beiden extremen Formen, den weissen und den braunen Lepus variabilis klar, sowie durch das Verhalten gefangener Thiere. Auch der Fall jenes Lemming, der in der warmen Kajüte braun blieb, dann aber in die Winterkälte gebracht, fast plötzlich weiss wurde, beweist nur, dass die Kälte dabei als auslösender Reiz wirkt; die vorbereitenden Änderungen im

Haarpelz sind vorher schon da, und der Reiz der Kälte bringt sie dann rasch zur Entfaltung. Es müssen also hier die nöthigen Variationen der betreffenden Keimestheile stets sich der Auslese dargeboten haben, was leicht begreiflich ist, da es sich nur um Plus- oder Minus-Variationen handeln kann. In irgend welchen kleinsten biologischen Einheiten des Keimplasmas muss es ja seinen Grund haben, dass die erbliche Anlage zu sechsmonatlichem Winterkleid sich in eine achtmonatliche verwandeln kann, die Determinanten des Haarkleids müssen sich so verändern können, dass eine längere, oder kürzere Dauer des Winterkleids die Folge ist. Die Möglichkeit der ganzen Abänderung beruht auf den steten Schwankungen aller Determinanten bald nach Plus, bald nach Minus, und die Nothwendigkeit und Unvermeidlichkeit der jedesmaligen Anpassung an die Dauer des Winters liegt in der nie rastenden Personalselektion, in dem unvermeidlichen Vorzug des Besser-Angepassten.

XXXV. Vortrag.

Artenentstehung und Artentod.

Meine Herren! Das Beispiel des Polarhasen lehrte uns einen Fall kennen, in welchem die örtliche und zeitliche Anpassung an die Lebensbedingungen als Wirkung bestimmter Ursachen erkennbar ist, also als Nothwendigkeit; aber ganz ebenso muss es überall sein, bei allen auch den komplizirtesten und scheinbar ganz auf dem Zufall beruhenden Anpassungen; überall erfolgt die Anpassung — wenn sie von dem gegebenen Art-Organismus aus überhaupt möglich ist — mit Nothwendigkeit, so sicher wie die Anpassung des Winterkleids vom Hasen an die Dauer des Winters, ja nicht wesentlich unsicherer, als die Bläuung der Stärke durch Zusatz von Jod. Die feinsten Anpassungen des Auges der Wirbelthiere an die Aufgaben, die ihm das Leben in den verschiedenen Gruppen stellte, sind ebenso nothwendig als Wirkungen von Ursachen allmälig zu Stande gekommen, wie die verwickelten Schutzzeichnungen und Färbungen auf den Flügeln der Kallima und anderer, Blatt-nachahmender Schmetterlinge.

Diese mechanische Nothwendigkeit der Anpassungen leitet sich daraus her, dass bei jedem Anpassungsprozess die gleiche Richtung der Abänderung der betreffenden Determinanten dadurch gewährleistet ist, dass Personalauslese die falsch variirenden Determinanten fortschafft, so dass nur die richtig variirenden übrig bleiben, die dann also in gleicher Richtung weiter variiren. Der grösste Unterschied aber zwischen unserer und DARWIN's Auffassung von der

Naturzüchtung liegt darin, dass DARWIN den Eintritt derselben vom Zufall abhängig dachte, während wir ihn als nothwendig, und zwar als bedingt durch das intragerminale Auf- oder Absteigen der Determinanten vorstellen. Zweckmässige Variationsrichtungen können sich nicht nur darbieten, sie müssen es, sobald das Keimplasma überhaupt Determinanten enthält, durch deren nach Plus oder nach Minus gerichteten Schwankungen die zweckmässige Abänderung erreichbar ist.

Dass einem Pferd Flügel wachsen sollten, gehört zu den unmöglichen Variationen des Pferdetypus, hier fehlt es an Determinanten, welche Veränderungen nach diesem Ziel bieten könnten, aber dass irgend einem vielzelligen Thier, das im Lichte lebt, Augen entstehen, liegt innerhalb der Möglichkeit des Variirens seiner Ektoderm-Determinanten, und thatsächlich besitzen diese Thiere auch alle Augen, und zwar Augen, die wieder in jedem Grade steigerbar in ihren Leistungen, überhaupt in jeder Weise dem Bedürfniss anpassbar und modifizirbar sind. Sobald eben einmal die Determinanten des primitivsten Auges da waren, bildeten sie den Grundstock, durch dessen Plus- oder auch Minus-Variationen alle die wunderbaren Augenbildungen hervorgerufen werden konnten, welche wir thatsächlich in den verschiedenen Gruppen der Metazoen ausgeführt finden, vom blossen lichtempfindenden Fleck, bis zur schattenhaften Wahrnehmung eines sich bewegenden Körpers, und von da wieder bis zum deutlichen Erkennen eines scharfen Bildes, wie wir es selbst von unseren Augen kennen. Und welche wundersame Spezialanpassungen des Auges an Nah- und Fernsehen, an Sehen in Dämmerung und bei Nacht oder in grosser Meerestiefe, an Erkennung blosser Bewegungen oder Fixirung scharfer Bilder schalten sich in den Gang dieser Entwicklung ein!

Alle solche Anpassungen sind möglich, weil sie aus Veränderungen der einmal vorhandenen Determinanten hervorgehen können, und ebenso ist es zu jeder Zeit der Organismen-Entwicklung möglich gewesen, dass die Augen wieder verkümmerten, mögen dieselben hoch oder nieder auf der Stufenleiter dieses vielleicht feinsten von allen unseren Sinnesorganen gestanden haben. Sobald eine Art aus dem Licht in vollkommene Finsterniss dauernd übersiedelte, begannen auch ihre Augen sich zurückzubilden. Wir kennen blinde Plattwürmer, blinde Flohkrebse und Wasserasseln, aber auch blinde Insekten und höhere Krebse, ja auch blinde Fische und Amphibien, deren Augen sich heute auf sehr verschiedenen Stufen der Rückbildung befinden,

wie EIGENMANN an mehreren Arten höhlenbewohnender Wassersalamander des Staates Ohio kürzlich noch gezeigt hat. In allen diesen Fällen brauchten die Determinanten des Auges nur fortgesetzt nach Minus zu variiren, so musste nach und nach der Schwund des Organs zu Stande kommen.

Ganz ähnlich aber werden wir es uns vorzustellen haben bei den Aufwärts-Entwicklungen. Die Waldschmetterlinge der Tropen könnten unmöglich alle ihre Unterseite blattartig gefärbt haben, wenn solche Schutz-Malereien von dem Zufall abhingen, ob eine nützliche Variation sich auch darbietet. Sie bot sich immer dar durch die Schwankungen der Determinanten, und so konnten nicht nur, sondern so mussten die zweckmässigen Färbungen sich nach und nach, und immer vollkommner herausbilden. Spielte der Zufall dabei mit, so bliebe völlig unerklärt, warum die Schutzfärbung immer nur da auftritt, wo sie schützend wirkt, warum nicht auch einmal auf der Oberseite des Tagfalter-Flügels, oder auf dem im Sitzen bedeckten Hinterflügel des Nachtfalters. Wir haben ja früher eingehend besprochen, wie genau bis auf kleine Spitzchen und Eckchen des Flügels diese Färbungen lokalisirt sind: das ist nur zu verstehen, wenn Naturzüchtung mit der Sicherheit eines vollkommnen Mechanismus arbeitet. Zufall ist dabei nur insofern im Spiel, als es von ihm abhängt, ob in diesem oder in jenem Id die betreffende Determinante nach Plus oder nach Minus variirt, da aber das Keimplasma viele Ide enthält, und in jedem derselben der Zufall anders entscheiden kann, so hängt die Anwesenheit zweckmässig variirender Determinanten-Majoritäten nicht vom Zufall ab, denn wenn nicht in diesem, so sind sie in jenem Individuum enthalten, und es kommt eben nur darauf an, dass sie da sind und zur Nachzucht ausgewählt werden können.

Wir werden also Naturzüchtung, d. h. Personalselektion, als einen mechanischen Entwicklungsvorgang betrachten, der mit derselben Sicherheit seinen Anfang nimmt, und ebenso »gradlinig« dem »Ziele« zustrebt, wie es irgend eine phyletische Entwicklungskraft zu thun im Stande wäre. Im Grunde ist es ja auch eine rein innere Kraft, welche die Entwicklung hervorruft, das Vermögen der kleinsten Lebenstheilchen, sich wechselnden Einflüssen gegenüber zu verändern, und nur die Leitung der Entwicklung in bestimmte Bahnen bleibt in erster Linie der Personalselektion überlassen; sie stellt das Brauchbare zusammen, und bestimmt dadurch die weitere Entwicklungsrichtung. Wenn wir uns bewusst bleiben, dass auch die mini-

malsten Veränderungen der Biophoren und Determinanten immer nur Reaktionen auf veränderte äussere Einwirkungen im Sinne von Anpassungen sein können, und dass es ganz ebenso steht mit jeder der höheren Categorien von Lebenseinheiten, heissen sie Zelle, Gewebe, Organ, Person oder Cormus, so beruht also die gesammte Entwicklung der irdischen Lebewelt auf unausgesetzt sich folgenden und in verwickeltster Weise ineinander greifenden Anpassungen, ermöglicht durch die Veränderungsfähigkeit der Lebenseinheiten jeden Grades, und hervorgerufen und geleitet durch den ewigen Wechsel der äusseren Einwirkungen. Ich konnte deshalb wohl schon vor Jahren sagen, dass Alles in der organischen Entwicklung auf Selektion beruhe, denn jede dauernde Veränderung einer Lebenseinheit ist Anpassung an veränderte äussere Eingriffe, Bevorzugung der dadurch besser gestellten Theile der betreffenden Einheit.

In diesem Sinne kann man auch sagen, dass die Art ein Anpassungs-Complex sei, denn wir haben ja gesehen, dass sie auf dem Zusammenwirken der verschiedenen Stufen von Selektionsprozessen beruht, dass sie in manchen Fällen lediglich durch Germinalselektion hervorgerufen wird, dass aber in weit zahlreicheren Personalselektion dabei die Hauptrolle spielt, sei es nun, dass es sich dabei um blos sexuelle Anpassungen oder um Existenz-Anpassungen handelt.

Nachdem wir so erkannt haben, dass die Entstehung bestimmt gerichteter Variation mit derselben Nothwendigkeit erfolgt, wenn sie durch indirekten Einfluss der Bedingungen, d. h. durch das Bedürfniss neuer Anpassung hervorgerufen wird, als wenn direkte etwa klimatische Ursachen sie im Keimplasma bewirken, so wird man geneigt sein, mit mir das Eingreifen von Wechsel-Sterilität bei der Entstehung der Arten nicht hoch anzuschlagen. Eher wird man ihr später, bei bereits erfolgter Scheidung der Formen eine Rolle zuweisen wollen, gestützt auf die Thatsache der Wechsel-Sterilität der meisten naheverwandten Thierarten, und auf die theoretische Erwägung, dass Häufigkeit von Mischformen, auch wenn dieselben im Kampf ums Dasein immer wieder erliegen sollten, doch einen Verlust für beide Arten bedeuten muss. Beide Argumente geben aber auch kein sicheres Urtheil, das theoretische nicht, weil wir wieder einer Abschätzung dieses Verlustes nicht gewachsen sind, und das thatsächliche nicht, weil die Erfahrungen über Kreuzungs-Ergebnisse bei Thieren nach der Richtung hin meist überschätzt werden, dass man

die uns zu Gebot stehenden nächstverwandten Arten zu willig auch als nahverwandte ansieht; Pferd und Esel, Pferd und Zebra stehen z. B. gewiss mit Recht innerhalb derselben Gattung, aber die mehreren Zebra-Arten Afrikas deuten uns an, wie viele Zwischenstufen zwischen Zebra und Pferd vorhanden gewesen sein mögen. Die Entomologen haben zuweilen Bastarde aus den zwei nächstverwandten der bei uns lebenden Schwärmerarten der Gattung Smerinthus erzogen, Bastarde von Smerinthus ocellata, dem Abendpfauenauge und Smerinthus populi, dem Pappelschwärmer. Ich habe selbst viele derartige Versuche angestellt und oft Paarung der beiden Arten, auch Eiablage erzielt, niemals aber auch nur ein Räupchen ausschlüpfen sehen. Dennoch kommen die Bastarde vor und sind z. B. von STANDFUSS des öfteren erhalten worden. Sie sind der äusseren Erscheinung nach Mittelformen zwischen den Stammarten, doch mit starken Schwankungen, so dass z. B. das schöne blaue Auge auf den Hinterflügeln von Ocellata (Fig. 5, p. 78) mehr oder weniger verschwunden oder angedeutet sein kann. Sie sind steril. Nun kennen wir aber drei Arten von Smerinthus in Nordamerika, die alle der Smerinthus ocellata viel näher stehen, als populi, indem sie alle den erwähnten Augenfleck ebenfalls besitzen, wenn auch in geringerer Entwicklung. Der Nachweis, das nächstverwandte Arten keine fruchtbaren Nachkommen liefern, müsste also durch Kreuzung von Smerinthus ocellata mit einer dieser amerikanischen Arten erbracht werden, wenn er entscheidenden Werth haben sollte.

Derartige Versuche nun hat STANDFUSS mit unseren Saturnia-Arten angestellt und gezeigt, dass hier nicht nur Kreuzung möglich ist, sondern dass die Bastarde auch selbst wieder fruchtbar sind. Diese Ergebnisse sind um so höher anzuschlagen, als bekanntlich Schmetterlinge, und selbst diese sonst leichter fortpflanzbaren Spinner, sich in Gefangenschaft nicht leicht fortpflanzen lassen, auch innerhalb der gleichen Art nicht. Saturnia pyri, spini und carpini aber sind drei scharf geschiedene Arten ohne Übergänge in der Natur und mit recht verschiedener Raupenfärbung. Dass es gelingen konnte, sie alle drei in einem Tripel-Bastard zu vereinigen, beweist jedenfalls, dass die sexuelle Entfremdung hier nicht weit gediehen sein kann.

Man muss sich auch hüten, der steten Wechsel-Kreuzung, wie sie auf dem zusammenhängenden Wohngebiet einer Art stattfindet, Allzuviel zuzuschreiben, sie für unwiderstehlich zu halten. Gewiss muss ihre Wirkung auf Gleichmachung der Individuen zielen, aber nicht nur kann sie dieselbe nie erreichen, sondern sie kann auch

stärkeren Abänderungsursachen, die sich auf einem Theil des Wohngebietes einstellen, nicht erfolgreich Widerstand leisten. Wir mussten es früher schon für gänzlich irrig halten, zu glauben, jede neue lokale Anpassung müsse durch die stete Kreuzung mit Artgenossen des übrigen Wohngebietes wieder vermengt werden. Das hängt doch wohl ganz von der Bedeutung der betreffenden Anpassung, ceteris paribus, ab. So gut klimatische Einflüsse so stark sein können, dass sie diesen Kreuzungseinfluss ganz überwinden und eine Lokalrasse hervorrufen trotz mangelnder örtlicher Isolirung, so gut kann dasselbe auch bei Anpassungen geschehen. Es ist ganz wohl denkbar, dass der Polarhase Skandinaviens eine ganze Reihe von Rassen gebildet hat, von welchen jede der Schneedauer ihrer geographischen Breite angepasst ist, obwohl ja eine Kreuzung dieser schnellfüssigen Thiere über weitere Entfernungen hin im Laufe der Zeit immer wieder vorkommen wird, und obwohl das ganze Gebiet ununterbrochen von der Art besetzt ist, so dass also eine »Blutvermischung« der Hasen aller Regionen vom Süden bis zum Norden hin und umgekehrt stattfinden wird, ja fortwährend stattfinden muss, wenn freilich auch wohl nur sehr langsam.

Gerade die ausserordentliche Langsamkeit der Blutvermischung scheint mir wesentlich für das Zustandekommen lokaler oder wie hier regionaler Anpasssungen. Die Rechnung der Blutverbreitung ist nicht schwer anzustellen, wenn man die für rasche Verbreitung möglichst günstigen Annahmen macht. Nehmen wir an, sie erfolge nur auf einer Linie, hier also süd-nördlich, so wird bei gleichbleibendem Artbestand von jedem Hasenpaar ein Paar Nachkommen überleben, d. h. wieder zur Fortpflanzung gelangen. Der eine davon verschiebe seine Heimstätte gegen Norden hin um Strichbreite, d. h. so weit, als Hasen von ihrer Geburtsstätte aus umherzustreichen pflegen, und paare sich mit einem Nachkommen der folgenden Strichbreite. Es betrage diese Strichbreite 10 Kilometer, und die Verschiebung der Heimstätte geschehe in jedem Jahr einmal, so würde das Blut eines südskandinavischen Hasen sich in 10 Jahren um 10 Kilometer nach Norden verbreitet haben, nach 100 Jahren um 1000 Kilometer, allein nicht etwa rein, sondern gemischt und verdünnt durch Kreuzung mit 100 Gatten anderen Individualblutes, d. h. in einer Verdünnung von 2^{100}, d. h. weniger als ein Millionstel. Also selbst bei solchen, viel zu günstigen Voraussetzungen würde der Einfluss eines um 100 Kilometer entfernten Hasengebietes auf die Bewohner eines in Neuanpassung begriffenen Gebietes faktisch gleich Null sein. Dass die

Annahmen zu günstig, ist leicht ersichtlich, da nicht jedes überlebende Nachkommenpaar seine Heimstätte verschiebt, die meisten vielmehr am Ort bleiben und dort ihren Gatten finden. Die Blutverschiebung wird also viel seltner, vielleicht nur alle 10 Jahre eintreten, auch kann der wandernde Nachkomme der zweiten Generation sich südlich bewegen und dadurch die ganze Blutverschiebung wieder aufheben u. s. w. Bleiben wir aber einmal bei unseren günstigen Annahmen und versuchen zu bestimmen, wie stark der verwischende Einfluss der Blutvermischung von Süden und Norden her auf einen bestimmten Punkt *A* sein würde, so würde das Blut der ersten angrenzenden Strichbreite in $^1/_2$ Verdünnung auf die Bewohner von *A* wirken und zwar auf jeden in jedem Jahr einmal; die zweite Strichbreite würde nur Blut in $^1/_4$, die dritte in $^1/_8$, die vierte in $^1/_{16}$ Verdünnung senden können, und das Blut der zehnten Strichbreite nur in $^1/_{1024}$ Verdünnung. Eine Region *B* von zwanzig Strichbreiten oder 200 Kilometern würde also in sich eine Hasenbevölkerung bergen, deren Centrum von beiden Seiten her nur in verschwindendem Masse beeinflusst würde. Wenn auf der ganzen Wohnzone *B* der Winter gleich lang wäre, so würden alle Bewohner durch Anpassung die Dauer ihres Winterkleides danach zu verändern streben, und das Centrum der Region würde bei diesem Vorgang um so weniger durch Blutbeimengung gestört und aufgehalten werden, als die mehr peripheren Strichbreiten sich ebenfalls der Anpassung näherten. Da aber schon die Beimischung von $^1/_{32}$ fremden Blutes keinen hemmenden Einfluss für eine Abänderung bilden wird, so bliebe eine Breite von $2 \times 5 = 10$ Strichbreiten, auf welchen der Einfluss der nicht abzuändernden Regionen ohne Einfluss wäre. Es müsste dann also eine neue Rasse in Bezug auf Winterkleiddauer entstehen, die zwar nicht scharf abgesetzt aufhörte, sondern allmälig in die der benachbarten Regionen überginge, die aber in ihrem Centrum rein wäre, so also, wie es sich vermuthlich in Wirklichkeit verhalten wird, indem man als *B* jeden Punkt der süd-nördlichen Verbreitungslinie nimmt.

Die Übereinstimmung der Individuen innerhalb einer Art wird demnach zwar wohl theilweise auf der mit der Fortpflanzung verbundenen Vermischung der Erbanlagen beruhen, zum grösseren Theil aber auf Anpassung an die gleichen Verhältnisse; sie ist eine Anpassungs-Gleichheit, und der stärkste Einfluss, den geschlechtliche Fortpflanzung dabei ausübt, liegt nicht in der Mischung der Erbanlagen allein, sondern vor allem auch in der auf Grund und bei Gelegenheit dieser Vermischung erfolgenden Keimplasma-Reduktion

der beiden elterlichen Erbanlagen. Dadurch erst wird es möglich, dass diese Anlagen bei der Artumwandlung sich in nicht allzu ungleichem Schritt verändern und zuletzt wieder sehr ähnlich werden.

Wenn nun aber auch Wechsel-Sterilität kein unbedingtes Erforderniss der Arten-Trennung ist, so würde man doch viel zu weit gehen, wenn man Wechsel-Fruchtbarkeit als etwas Allgemeines betrachten, oder gar ihr eine Rolle bei der Entstehung neuer Arten zuschreiben wollte.

Einzelne Botaniker wie KERNER VON MARILAUN sehen in der Vermischung der Arten ein Mittel zur Bildung neuer Arten mit besseren Anpassungen; sie lassen fruchtbare Bastarde unter Umständen die Stammarten verdrängen und selbst zur Art werden. Man wird zugeben können, dass solche Fälle vorkommen, dass z. B. im Norden von Europa der Bastard der grossen und kleinen Teichrose, Nuphar luteum und Nuphar pumilum, der den Namen Nuphar intermedium trägt, dadurch die beiden Stammarten aus dem Feld geschlagen hat, dass er seine Samen früher zur Reife bringt, also der kurzen Vegetations-Periode des Nordens besser angepasst ist, aber man wird dennoch behaupten müssen, dass die Artbildung im Grossen und Ganzen auf anderen Wegen erfolgt, als durch Bastardirung. Solche Fälle sind wohl ohne Zweifel nichts Anderes, als seltene Ausnahmen. Dafür zeugt schon die gänzliche Bedeutungslosigkeit der Bastardbildung im Thierreich, wo doch die Arten ganz in derselben Weise in die Erscheinung treten wie im Pflanzenreich, und wo doch Vermischung zweier Arten nur ganz sporadisch und bei wenigen Arten, niemals in grossem Massstab vorkommt.

Wenn nun die Arten Anpassungs-Complexe auf Grundlage der in jedem Einzelfall gegebenen physischen Constitution der Stammart sind, so werden wir es uns theoretisch in einfachster Weise zurechtlegen können, dass sie der Erfahrung nach nicht ewig sind, sondern dass sie wechseln im Laufe der Erdgeschichte. Die zahlreichen Reste in den verschiedenen Schichten der Erdrinde zeigen uns, dass dies in der That in hohem Masse der Fall ist, dass fasst in jeder grösseren geologischen Schicht wieder neue Arten neben manchen alten auftreten, und dass nicht nur die Arten und Gattungen, sondern auch Familien, Ordnungen, ja ganze Klassen von Thieren, welche früher gelebt haben, heute völlig von der Erde verschwunden sind. Wir werden diese Erscheinung begreifen, wenn wir bedenken, dass auch die Lebensbedingungen im Laufe der Erdgeschichte sich fort und fort langsam geändert haben, so dass die alten Arten nur

die Wahl hatten, auszusterben oder aber sich in neue Arten umzuwandeln.

Aber so einfach auch dieser Schluss ist, so lässt er sich doch aus dem Vorkommen und der Aufeinanderfolge der fossilen Arten allein kaum jemals mit Sicherheit ablesen. Wir würden uns z. B. vergeblich bemühen, den Grund zu erkennen, aus dem zu bestimmter Zeit eine jener so regelmässig übereinander geschichteten Schneckenarten des Steinheimer Seebeckens sich in eine oder zwei neue Arten umgewandelt hat, oder die Ursache zu finden, welche die sonderbaren dreitheiligen Krebse der Urzeit, die Trilobiten, die das Silurmeer in so erstaunlicher Formenfülle belebten, gegen Ende der Silurzeit plötzlich spärlich werden, und in der darauffolgenden Schicht, dem Devon, gänzlich verschwinden liessen. Der treffliche Geologe NEUMAYR meinte zwar diese letztere auffallende Erscheinung daraus ableiten zu können, dass gerade um jene Zeit die Cephalopoden, »die gefährlichsten und wildesten Räuber unter den wirbellosen Thieren des Meeres, überhand nahmen, und er mag mit dieser Vermuthung vielleicht das Rechte getroffen haben, aber Wer wollte es beweisen? können wir doch selbst bei heute lebenden Thieren kaum in einzelnen Fällen sicher darüber urtheilen, ob der Schaden, der einer vielverfolgten Art durch einen häufigen und gefrässigen Räuber angerichtet wird, den Nachwuchs übersteigt, und deshalb die Art der allmäligen Ausrottung zutreibt. So wahrscheinlich also auch eine solche Vermuthung sein mag, so kann man sie doch nicht als einen Beweis gelten lassen.

Da nun in vielen anderen Fällen des Untergangs grosser Artengruppen nicht einmal das gleichzeitige Emporkommen mächtiger Feinde nachzuweisen ist, noch auch andere Faktoren sich erschliessen lassen, denen man dieses scheinbar plötzliche Verschwinden zuschreiben könnte, so hat man vielfach auf innere Ursachen gerathen, und in Verbindung mit der Neigung zur Annahme mystischer Entwicklungskräfte sich der Vorstellung zugewandt, als folgten die Arten einer nneren Nothwendigkeit mit ihrem Aussterben, als wäre Geburt und Tod bei ihnen prädestinirt, wie bei den Individuen der Vielzelligen, als gäbe es einen physiologischen Tod der Art, wie es einen solchen des vielzelligen Individuums gibt.

NEUMAYR hat bereits gezeigt, dass für eine solche Anschauung in den Thatsachen der Paläontologie eine Stütze nicht gesehen werden darf. Ich will nicht wiederholen, was von ihm bereits geltend gemacht wurde und verweise Sie in dieser Hinsicht auf seine klare

und kurzgefasste Darstellung. Es liegt ja auch auf der Hand, dass unsere Ansicht von den äusseren Ursachen des Aussterbens der Arten nicht daraus widerlegt werden kann, dass wir den Kampf der Arten um ihre Existenz in den vergangenen Zeiten der Erdgeschichte noch unvollkommener, wie zur heutigen Zeit und häufig gar nicht beurtheilen können. Aber in umgekehrtem Sinn sind die geologischen Thatsachen von Werth. Sie zeigen uns nämlich eine so ausserordentlich ungleiche Dauer der Arten, wie auch der grösseren Formengruppen, dass schon deshalb an innere Ursachen ihrer Regulirung nicht gedacht werden kann. Einzelne Gattungen von Stachelhäutern, so der Seestern Astropecten lebten schon zur Silurzeit, und sind heute noch in einer Anzahl von Arten in den Meeren vertreten, und ebenso hat die Cephalopoden-Gattung Nautilus während dieser ganzen ungeheuren Zeitfolge vom Silurmeer bis auf unsere Tage sich unter den Lebenden erhalten; damals bildeten die Nautiliden ein Heer, das die Meere bevölkerte, und dessen Gefrässigkeit man — wie wir sahen — vielleicht den Untergang einer vorher ebenfalls massenhaft vorhandenen Kruster-Ordnung, der Trilobiten, zuschreiben darf; heute lebt nur noch die eine Art, Nautilus pompilius an den Korallenriffen der Südsee. Auch die Gattung Lingula aus der beinahe ausgestorbenen Klasse der Brachiopoden oder Armfüsser, muschelähnliche festgewachsene Bewohner der Meere, hat sich aus der grauen Vorzeit jener ältesten Ablagerungen bis in die heutige Lebewelt hinein erhalten in der sog. »Entenmuschel«, Lingula anatina.

Dem gegenüber kennen wir dann wieder zahlreiche Arten, deren Dauer eine ganz kurze war, wie z. B. die einzelnen Glieder der Entwicklungsreihen der Steinheimer Planorbis-Arten oder der slavonischen Paludinen. Auch Gattungen tauchen nicht selten auf und verschwinden wieder in ein und derselben geologischen Schicht.

Diese Thatsachen sprechen nicht nur gegen eine unbekannte vitalistische Entwicklungskraft, sondern überhaupt gegen die Bestimmung der grossen Entwicklungsbahnen aus rein innern Ursachen. Gäbe es eine Entwicklungskraft, so könnte die Ungleichheit in der Lebensdauer der Arten keine so ganz masslose sein; gäbe es ein »Greisenalter« der Arten und einen dem natürlichen Tod der Vielzelligen vergleichbaren natürlichen Artentod, so könnten nicht die meisten Nautiliden auf die Silurzeit beschränkt sein, einige aber bis heute leben, und gäbe es eine »Tendenz« immer weiter zu variiren und sich »immer weiter vom Urbild zu entfernen« — wie auch gesagt worden ist, so könnten solche uralte und primitive Cephalopoden-

Formen, wie die Nautilus-Arten sich überhaupt nicht bis auf unsere Tage erhalten haben, sie müssten längst in höhere Formen umgewandelt sein. Das Umgekehrte aber ist sehr wohl denkbar, dass nämlich zwar das Gros der Arten einer Gruppe, wie z. B. der Nautiliden, von überlegenen Mitbewerbern im Kampf ums Dasein verdrängt wurde, dass aber einzelne Arten auf besonders geschützten oder sonst bevorzugten Wohngebieten sich halten konnten. Ein schönes Beispiel dafür bilden die wenigen, heute noch lebenden Arten der sonst längst untergegangenen Klasse der Schmelzschupper oder Ganoidfische. Während der Primär- und Sekundärzeit bevölkerten sie alle Meere, aber an der Grenze zwischen Kreide- und Tertiärzeit gingen sie bedeutend zurück, gleichzeitig mit der starken Entwicklung der Knochenfische oder Teleostier, und heute sind sie nur noch in einem Dutzend Arten über die Erde verbreitet, von denen die meisten reine Flussbewohner sind, die anderen wenigstens zur Laichzeit weit in den Flüssen emporsteigen, um dort ihre Brut zu sichern. Die Flüsse aber sind eine gegenüber dem Meer stille, geschützte Wohnstätte, auf der grosse Fische wie die Ganoiden sich leichter im Conkurrenzkampf halten konnten, als in dem ungleich reicher bevölkerten Meer.

So kann ich es nur für ein Spielen mit Begriffen halten, wenn man den Arten Geburt, Aufblühen, Stillstand, Niedergang und Tod zuspricht, anders als in figürlichem Sinn. Vergleichen lässt sich ja das Leben des Individuums mit dem der Art ohne Zweifel, und wenn man den Vergleich dazu benützt, um sich über den Unterschied in den Ursachen der beiderlei Erscheinungen klar zu werden, so ist auch gewiss Nichts dagegen einzuwenden, nur muss man nicht glauben ein Unbekanntes dadurch erklären zu können, dass man es einem anderen Unbekannten gleichsetzt.

Wir haben früher besprochen, dass der natürliche Tod der Vielzelligen eine Erscheinung ist, die erst mit der Scheidung des Organismus in Soma- oder Körperzellen und in Fortpflanzungszellen auftritt, dass er nicht eine unvermeidliche Folge jedes Lebens ist, dass vielmehr die Einzelligen nicht sterben müssen, wenn sie auch gewaltsam getödtet werden können. Diese Einzelligen haben also keinen natürlichen Tod, und wir haben das Auftreten desselben bei den Vielzelligen als eine Anpassung an die zellige Differenzirung ihres Organismus zu erklären, welche ein Immerweiterleben des ganzen Organismus für die Erhaltung der Art entbehrlich, ja unzweckmässig erscheinen lässt. Denn dafür genügt es, wenn nur die Keimzellen

die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen sich erhalten könnten, während andererseits die hohe Differenzirung der Körperzellen es nothwendig mit sich brachte, dass dieselben sich durch ihre Funktion selbst aufzehrten und dem Zellentod verfielen, oder doch sich derart veränderten, dass sie nur ungenügend noch funktioniren konnten und so dem Ganzen die Fähigkeit zu weiterem Leben entzogen.

Hier kann es keinem Zweifel unterliegen, dass der Tod eine im Organismus selbst virtuell enthaltene, also gewissermassen vorgesehene Einrichtung ist, das unvermeidliche Endziel einer Entwicklung, die mit der Eizelle beginnt, mit der Ablösung der Keimzellen, d. h. mit der Fortpflanzung ihren Höhepunkt erreicht und dann einen rascheren oder langsameren Niedergang einhält bis zum natürlichen Ende des Individuums.

Nur gewaltsam kann man diesen Entwicklungsgang des vielzelligen Individuums mit dem Entstehen und der Umwandlung oder dem Untergang der Arten vergleichen. Nicht einmal die ganz äusserliche Analogie des Aufblühens aus kleinem Anfang und des darauf folgenden Niedergangs findet sich immer vor; bei den Steinheimer Schnecken wenigstens wandelt sich zu bestimmter Zeit so ziemlich der ganze Bestand einer Art um und gestaltet sich zu einer neuen, die dann nach längerer Zeit wiederum sich umgestaltet, ohne dass eine erhebliche Abnahme der Individuenzahl bemerklich wird. Wenn nun vollends von einem »Greisenalter« der Art, von einer Erstarrung ihrer Form, einer Unfähigkeit, sich noch weiter umzuwandeln, gesprochen worden ist, so sind das naturwissenschaftlich unzulässige Phantasmagorien.

Etwas Richtiges liegt freilich auch ihnen zu Grunde, denn sicherlich sind zahlreiche Arten nicht in neue übergegangen, sondern einfach ausgestorben, weil sie sich den veränderten Lebensbedingungen nicht anzupassen im Stande waren. Allein es geschah dies nicht, weil sie unfähig geworden waren, sich zu verändern, sondern deshalb, weil sie so starke oder überhaupt solche Umwandlungen nicht hervorbringen konnten, wie sie nothwendig gewesen wären, sollten diese Arten auch fernerhin noch konkurrenzfähig bleiben im Kampf um die Existenz.

Es hängt aber offenbar vom Zusammentreffen sehr verschiedenartiger Umstände ab, ob eine Anpassung erfolgen kann, oder nicht. Vor Allem muss sie gleichen Schritt halten können mit der Veränderung der Lebensbedingungen, denn wenn diese ihr vorauseilen, wird sie mitten in der versuchten Anpassung unterliegen müssen. So

wird vielleicht der so auffällige Untergang der Trilobiten mit NEUMAYR zu erklären sein, indem die Nautiliden, eine neue Gruppe von Feinden, sich auf ihre Kosten so rasch vermehrte, dass sie nicht Zeit zu passender Gegenwehr fanden. Übrigens ist es ja auch durchaus nicht gesagt, dass jede Art sich gegen die Vernichtung durch eine andere überhaupt schützen kann; grössere Fruchtbarkeit, grössere Schnelligkeit, grössere Intelligenz u. s. w. können alle versagen, und dann erfolgt eben der Untergang, aber nicht, weil die Art »greisenhaft« geworden wäre, sondern weil die möglichen Abänderungen ihres Organismus nicht genügten, um sie zu erhalten.

Bei Gelegenheit der Germinalselektion erwähnte ich schon der von EMERY vertretenen Ansicht, nach welcher das masslose Weitervariiren in der einmal aus intragerminalen Gründen eingeschlagenen Richtung nicht selten die Ursache des Aussterbens von Arten gewesen wäre; ich erwähnte auch der ganz ähnlichen Ansicht DÖDERLEIN's der sich zwar noch nicht auf Germinalselektion beziehen konnte, aber doch auch innere Triebkräfte annahm, die eine Variation in der einmal eingeschlagenen Richtung unwiderstehlich weiter drängen, noch über das Zweckmässige hinaus, und die dadurch den Artentod herbeiführen. Ich kann mich dieser Ansicht nicht ganz anschliessen, wie ich dort bereits andeutete, und zwar deshalb nicht, weil ich nicht glaube, dass der Variationstrieb jemals ein ganz unwiderstehlicher, nicht zu bändigender werden kann. Könnte er das, dann würden wir nicht in ungezählten Fällen das Aufsteigen oder Sinken eines Theils stets genau bis zu dem Punkt vorschreiten sehen, wo es aufhört, zweckmässig zu sein. Selbst das Verkümmern von Organen geht immer nur so weit, als es zweckmässig ist, wie an parasitisch lebenden Krebsen verschiedener Ordnungen deutlich zu sehen ist. Bei vielen von diesen Schmarozerkrebsen verkümmern die Schwimmfüsse, aber nur bei den Weibchen, weil diese sich an ihrem Wirth festsaugen oder in einer Weise festklammern, dass sie ihn nicht mehr verlassen können. Die Männchen brauchen ihre Schwimmfüsse, um die Weibchen aufzusuchen. Aber auch die Weibchen bedürfen derselben in ihrer Jugend, um den Fisch aufzusuchen, von welchem sie sich ernähren sollen, und so hat die Verkümmerung ihrer Schwimmfüsse genau an dem Punkt der Ontogenese Halt gemacht, bis zu welchem sie von Nutzen waren; sie bilden sich in der ersten Jugend und verkümmern später, wenn das Thier sesshaft wird. Im Sinne des biogenetischen Gesetzes werden wir sagen, die Verkümmerung sei in den Endstadien der Ontogenese eine vollkommene, setze sich

aber in ihrem Rückschreiten nicht bis zum Keim, sondern nur bis zu den Jugendstadien hin fort. Daraus folgt, dass dem Fortschreiten einer Abänderung jeder Zeit ein Ziel gesetzt werden kann, und wir haben ja gesehen, dass dies durch Personalselektion möglich ist, welche die vorhandenen und nie fehlenden Schwankungen der Variation nach Plus oder nach Minus sammelt. Im einzelnen Id mag eine Determinante X unbegrenzt abnehmen und vielleicht auch unbegrenzt zunehmen können, obwohl wir das Letztere nicht sicher wissen, da aber dieselbe Determinante in allen Iden enthalten ist, gibt es auch immer Plus- und Minus-Schwankungen derselben, mittelst derer Personalselektion operiren kann.

Freilich bedarf sie aber dazu der erforderlichen Zeit, und daran, dass diese ihr in vielen Fällen nicht geboten wird, liegt, wie ich glaube, der Grund, warum excessive Bildungen häufig zum Untergang einer Art geführt haben, nicht weil die Steigerung des excessiven Organs unaufhaltsam weitergehen musste, sondern weil durch Änderung der Verhältnisse das excessiv gesteigerte Organ unzweckmässig wurde, und nun nicht so schnell zurückgebildet werden konnte, dass es die Art vom Untergang gerettet hätte.

Ein schönes Beispiel dafür hat kürzlich BRANDES gegeben, indem er die merkwürdigen Tiger mit säbelförmigen, enorm langen Eckzähnen, wie sie in der Diluvialzeit in Südamerika lebten, in ihrer Existenz auf jene riesigen, gleichzeitig dort lebenden Gürtelthiere bezieht, deren zwei Meter hohe Knochenpanzer heute unsere Bewunderung erregen. Mit Recht macht er darauf aufmerksam, dass das Gebiss des Machairodus neogaeus keineswegs ein vollkommenes Raubthiergebiss ist, wie das des indischen Tigers oder des Löwen; dass es vielmehr in seinen Schneide- und Backzähnen weit weniger leistungsfähig ist, als bei diesen Räubern, und dass die grosse Länge der dolchförmig abgeplatteten Eckzähne, welche weit aus dem Maule hervorragten, einen Zusammenschluss des Ober- und Unterkiefer-Gebisses nach Art einer Zange ganz verhinderten. Er schliesst deshalb mit Recht, dass dieses Gebiss einer ganz speziellen Ernährungsweise angepasst sei, und sieht in den grossen gepanzerten Gürtelthieren, den drei Meter langen schwerfälligen Glyptodonten der Pampas-Ebenen das Beutestück, in welches sie ihre Säbelzähne vom unbewehrten Hals her einstiessen und so das für gewöhnliche Raubthiere unverwundbare Thier überwältigten. So erklärt sich einerseits das sonderbare Gebiss, andererseits aber auch der zu so erstaunlicher Ausdehnung und Härte ausgebildete Panzer des Opfers. So verstehen

wir auch, dass es damals eine ganze Reihe von Katzenarten mit säbelförmigen Zähnen gab, bei welchen sich die Länge und Schärfe der Zähne zusammen mit der Körpergrösse immer mehr steigerte, sowie dass diesen Räubern eine ganze Reihe von Gürtelthieren entsprach, ebenfalls mit zunehmender Körpergrösse und zugleich mit immer stärkerem Panzer.

Natürlich ist diese Deutung eine hypothetische, aber sie enthält viel innere Wahrscheinlichkeit, so dass sie wohl als eine gute Illustration für die wechselseitige Steigerung der Anpassungen zwischen zwei Thiergruppen angeführt werden darf. Wir begreifen nun, warum einerseits solche kolossale schildkrötenartige Panzer sich bei einem Säugethier bilden konnten und andererseits so ganz abnorm lange und sonderbar gestaltete Säbelzähne; wir begreifen aber auch — und darauf kommt es uns hier in erster Linie an — wieso schliesslich diese beiden »excessiven« Bildungen zum Untergang ihrer Träger führen mussten. Lange Zeiten hindurch sicherten die Gürtelthiere sich vor dem Aussterben, indem sie immer wieder ihren Panzer verstärkten, ihre Körpergrösse steigerten und sich dadurch der Nachstellung der kleineren, mit schwächeren und kürzeren Zähnen versehenen Feinden entzogen. Aber die Raubthiere folgten ihnen nach, verlängerten ihre Zähne und steigerten ebenfalls ihre Körpergrösse, bis schliesslich auch der stärkste Panzer dem Opfer kein hinreichender Schutz mehr war und die mächtigen Glyptotonden nach und nach vollständig ausgerottet wurden. Dann aber hatte auch dem Machairodus die Stunde des Untergangs geschlagen, denn er war so genau gerade dieser einen Art der Ernährung angepasst, dass er sich anderer Opfer nicht mehr bemächtigen und sie zu seiner Ernährung verwerthen konnte; die Säbelzähne hinderten ihn daran, seine Beute, wie andere Raubthiere zu zerreissen, er konnte sie vermuthlich nur aussaugen.

Nehmen wir diesen Fall auch nur als einen ersonnenen, so macht er doch klar, dass nicht eine innere Variationstriebkraft die Zähne dieser Räuber und die Panzer dieser Opfer unbegrenzt steigerte, sondern die Nothwendigkeit der Anpassung — dass sie auch nicht deshalb schliesslich zu Grunde gingen, weil Panzer und Zähne sich bis ins Ungemessene steigerten, sondern weil beide Anpassungen nicht plötzlich ganz zurückgeschraubt werden konnten, und weil kleine Veränderungen dabei Nichts nützen konnten.

In gewissem Sinn kann man deshalb wohl sagen, einfachere, niedere Organismen seien anpassungsfähiger, als solche, die

hoch differenzirt und ganz speziellen Verhältnissen in allen Theilen ihres Körpers angepasst sind, in dem Sinn nämlich, dass aus Ersteren im Laufe der Zeiten noch sehr viel Neues hervorgehen kann, aus Letzteren nur noch Weniges und jedenfalls nicht mehr stark Verschiedenes. Aus einfachsten Protozoen konnte nicht nur die ganze Welt der Einzelligen hervorwachsen, sondern auch die noch bei Weitem vielgestaltigere der Metazoen, aus niederen Würmern des Meeres konnten nicht nur die vielgestaltigen höheren Würmer des Meeres, die Gliederwürmer, sondern auch ganze neue Thierkreise, wie die Gliederthiere und die Wirbelthiere hervorgehen. Aus den heutigen Vögeln wird schwerlich noch eine neue Klasse von Thieren sich entwickeln können, denn für das Luftleben sind sie bereits so vorzüglich wie möglich angepasst und für das Leben auf dem Lande oder im Wasser würden sie schwerlich sich jemals so gut anpassen können, dass sie den übrigen Land- oder Wasser-Bewohnern eine vielfache, d. h. auf alle Lebensmöglichkeiten sich beziehende Konkurrenz machen könnten. Wir kennen ja Vögel, die zum reinen Landleben zurückgekehrt sind, z. B. die Strausse, und auch solche, die sich dem reinen Wasserleben angepasst haben, die Pinguine, allein das sind doch nur ganz kleine Artengruppen, und es ist nicht wahrscheinlich, dass sie sich noch vergrössern werden. Wir können im Gegentheil nachweisen, dass gar manche von ihnen im Kampf mit dem Menschen bereits erlegen sind, und von anderen sehen wir ihr Erliegen voraus. Der Grund aber ihres leicht erfolgenden Aussterbens liegt offenbar darin, dass sie den Vortheil, der in ihrer Vogel-Natur lag, durch Anpassung an das Landleben aufgegeben haben und nun nicht im Stande sind, ihn wieder zurückzugewinnen, wenigstens nicht in so kurzer Zeit, als es für ihre Rettung vor dem Untergang erforderlich gewesen wäre. Das beste Beispiel dafür bietet die oft genannte Dronte, Didus ineptus. Dieser sonderbar aussehende Vogel von der Grösse eines Schwans lebte bis zum Ende des siebzehnten Jahrhunderts in Schaaren auf der Insel Mauritius. Er hatte noch kleine, mit kurzen Schwingen besetzte Flügel, die aber zum Flug untauglich waren. Da er weder in die Luft, noch auf das Wasser sich retten konnte, und selbst auf dem Land nur schwerfällig und unbehültlich mit seinen kurzen Beinen und schwerem Körper vom Flecke kam, so war er rettungslos verloren, sobald ihm ein überlegener Feind erstand; er fiel den Seefahrern zum Opfer, die die Insel zuerst betraten und ihn in Menge mit Knüppeln erschlugen. Ohne Zweifel war er bis dahin den Verhältnissen der fruchtbaren Insel völlig gut angepasst gewesen; grössere Feinde hatte

er auf dem mitten im Ozean liegenden vulkanischen Eiland nicht; so nährte er sich reichlich am Boden und konnte der Sicherung durch die Flügel entbehren. Als aber nun plötzlich der Mensch erschien und ihm nachstellte, da war es nicht »greisenhafte Starrheit« seines Organismus, was ihn verhinderte, seine Flügel wieder nutzbar zu machen, sondern die allen Arten zukommende Langsamkeit des Variirens und in Folge dessen auch des Zuchtwahlprozesses, war es, was ihn dem Untergang zutrieb. Dem Kiwi von Neuseeland (Apteryx australis) wird es vermuthlich in Bälde ebenso ergehen, denn auch er war zwar den Pfeilen der Eingeborenen bisher noch entronnen, wird sich aber jetzt bei seiner Flügellosigkeit den europäischen Schusswaffen gegenüber schwerlich noch lange halten können, man müsste denn, wie bei unseren Gemsen, Schonzeiten und Freiwälder für ihn einrichten.

Noch trauriger aber, als solche Ausrottung einzelner Arten durch die Roheit und Habgier unserer eignen Rasse berührt den Biologen das Zerstören ganzer Gesellschaften von Thieren und Pflanzen durch den Menschen, wie sie auf den meisten Inseln des Ozeans vor sich geht oder schon vollendet ist, und auch diese sei hier, wo vom Untergang der Arten die Rede ist, kurz erwähnt. Ich meine die Verdrängung der meist endemischen Thier- und Pflanzenwelt solcher Inseln durch die Kultur der Europäer. Das erste dieser Kulturarbeit ist immer das Abholzen der Wälder, die seit Jahrtausenden die Insel wie ein grüner Mantel eingehüllt, ihr Regen und Fruchtbarkeit gesichert, und ein ganzes Heer von einheimischen, nur dort vorhandenen Thieren hatten entstehen lassen. Von St. Helena war schon früher die Rede; die ursprünglich eigenthümliche und merkwürdige Fauna und Flora dieser Insel war zum grössten Theil bereits vor 200 Jahren verschwunden, und zwar durch das Abholzen der Wälder, dem dann die völlige Ausrottung mittelst eingeführter Ziegen nachfolgte, welche die nachwachsenden jungen Bäume immer wieder abfrassen. Mit den Wäldern aber waren zugleich die meisten einheimischen Insekten und Vögel dem Untergang preisgegeben, so dass es heute dort weder einen einheimischen Vogel, noch Schmetterling gibt; nur einige Landschnecken und Käfer der ursprünglichen Fauna leben noch.

Es sind aber nicht blos Inseln, auf welchen durch Beschränkung der Wälder und Einführung menschlicher Kulturpflanzen, der mit diesen vergesellschafteten »Unkräuter« und der Hausthiere eine Menge von Arten beschränkt oder ganz ausgetilgt worden sind. In Mitteleuropa sind nicht nur die grösseren Raubthiere, wie Bär, Luchs und

Wolf beinahe verschwunden, sondern auch das Rennthier, der Wisent, der Auerochs und das Elenthier sind als wilde Thiere ausgerottet, und in Nordamerika wird der Büffel bald auch nur noch in gehegten Kolonien zu finden sein. Hier hat natürlich die direkte Zerstörung durch den übermächtigen Feind, den Menschen, den grössten Antheil an dem Schwinden dieser Arten, und der Vorgang mag uns veranschaulichen, wie auch ein thierischer, überlegener Feind im Stande sein kann, eine schwächere Art nach und nach auszutilgen, ohne dass es für sie irgend eine erreichbare oder auch nur denkbare Abänderung gäbe, die sie vor diesem Schicksal bewahren könnte. Mehrere der Säuger, die ich eben nannte, sind zwar noch nicht vollständig ausgerottet, selbst der Auerochs lebt noch in rein weissen Nachkommen in dem schottischen Parkrind, aber es gibt auch ausser der Dronte noch mehrere Fälle von vollständiger Vernichtung einer Art durch den Menschen in historischer Zeit. Bei der Seeotter, Enhydris marina, ist es vielleicht noch zweifelhaft, ob sie ihres kostbaren Pelzes halber bereits vollständig ausgetilgt ist, aber von der mächtigen Seekuh, Rhytina Stelleri, steht es fest, dass sie um die Wende des achtzehnten und neunzehnten Jahrhunderts in der Behringstrasse in Menge lebte, aber schon in wenigen Jahrzehnten durch die Seefahrer vollständig ausgerottet wurde.

So vermögen wir uns nach dem, was gewissermassen unter unseren Augen vor sich gegangen ist, eine ungefähre Vorstellung davon zu bilden, wie die Vernichtung von Arten unabhängig vom Menschen in heutiger und in früheren Zeiten der Erdgeschichte eingetreten sein mag. Wanderungen der Arten haben unausgesetzt stattgefunden, denn jede Art sucht fortwährend, wenn auch sehr langsam, sich auszubreiten und neue Gebiete zu besetzen, also muss auch die Thier- und Pflanzengesellschaft irgend eines Gebietes sich immer im Laufe der Zeiten geändert haben, neue Arten müssen von Zeit zu Zeit eingewandert sein und die Lebensbedingungen verändert haben, und in gar manchen Fällen wird dies zum Untergang einer Art geführt haben, ähnlich, wenn wohl auch nicht so rasch, wie bei dem Eingreifen des Menschen in das Schicksal einer Art.

Das gilt für Pflanzen, wie für Thiere. Ein schönes Beispiel zwar nicht für völlige Ausrottung, aber doch für bedeutende Verminderung der Individuenzahl einer Pflanze durch das Eindringen einer Säugethierart berichtet uns CHUN von den Kerguelen. Eine dortige phanerogame Pflanze, der Kerguelen-Kohl (Pringlea antiscorbutica) ist seit dem unbedachten Aussetzen von Kaninchen auf

dieser unbewohnten Insel (1874) bedeutend vermindert worden an Zahl. Während Kapitän Ross 1840 diese Pflanze gegen den Skorbut seiner Mannschaft in grossen Mengen verbrauchte und sogar noch in Vorrath auf Monate hinaus mitnahm, fand die Valdivia-Expedition 1898 Kaninchen zwar in Menge vor, aber der Kerguelen-Kohl war an allen, diesen fruchtbaren und gefrässigen Nagern zugänglichen Stellen vollständig ausgerottet, und wuchs nur noch an senkrechten Felswänden oder auf den in den Fjorden gelegenen Inseln.

Ein Ausweichen der Art vor dem drohenden Untergang, eine Anpassung derselben an die neue Situation wird nur bei sehr langsamen Änderungen möglich sein, leichter deshalb bei physikalischen Änderungen der Lebensbedingungen, bei Klima-Änderungen, Wechsel in der Vertheilung von Land und Meer u. s. w. Aber es scheint, dass auch klimatische Änderungen solange keine Abänderung und Neuanpassung einer Art hervorrufen, als dieselbe noch durch Wanderung ausweichen kann. Das schon öfters angeführte Beispiel der alpinen und der arktischen Pflanzen beweist wenigstens, dass diese Arten, die zur Eiszeit Bewohner des europäischen Flach- und Hügellandes waren, beim Eintritt wärmeren Klimas sich nicht alle diesem entsprechend veränderten, sondern zum Theil wenigstens dem Klima folgten, dem sie schon angepasst waren, d. h. einerseits gen Norden, andererseits auf die Alpen hinauf wanderten. Dass nicht auch manche Insekten und Pflanzen sich damals dem wärmeren Klima anpassten und zu den heutigen, die Ebene bewohnenden Arten wurden, soll damit nicht geläugnet werden, denn es kommen ja vielfach nahe verwandte Arten auf den Alpen und in der Ebene vor, aber andere sind augenscheinlich dem ihnen nicht mehr zusagenden Klima einfach ausgewichen. So gibt es meines Wissens im südlichen und mittleren Deutschland keine Primel-Art, die man von der zierlichen roth blühenden Primula farinosa der Alpen ableiten könnte, diese Letztere aber findet sich ausser auf dem ehemaligen Gletscherboden am Nordfuss der Alpen und auf ihnen selbst erst wieder im Norden von Deutschland, auf den Wiesen Holsteins. Solche Beispiele liessen sich auch unter den alpin-arktischen Schmetterlingen namhaft machen.

Wir sind begreiflicherweise noch weit entfernt, uns auch nur über die hauptsächlichsten Wechsel in der Pflanzen- und Thierwelt der Erdentwicklung genauere Rechenschaft geben zu können in Bezug auf die speciellen Ursachen, welche sie in jedem einzelnen Fall hervorriefen; vermuthlich wird uns die Zukunft mit einer ausgedehn-

teren Kenntniss der fossilen Reste aller Länder der Erde auch darin noch manche neue Einsicht bringen. Soviel aber darf auch jetzt schon gesagt werden, dass kein Grund vorliegt, das Aussterben der früheren Formen auf etwas Anderes zu beziehen, als auf den Wechsel der Lebensbedingungen, den Kampf um das Dasein und die durch den einmal erreichten Bau einer Art beschränkte Umwandlungs- und Anpassungsfähigkeit; von einer phyletischen Lebenskraft in vitalistischem Sinne lässt sich auch im Hinblick auf den Untergang der Arten Nichts erkennen.

XXXVI. Vortrag.

Urzeugung und Entwicklung; Schluss.

Meine Herren! Wir sind am Ende unserer Untersuchungen, die uns insofern wenigstens Befriedigung gebracht haben, als sie uns Sicherheit in Bezug auf die Haupt- und Grundfrage gaben, welche in Bezug auf die Entstehung der heutigen Organismenwelt gestellt werden kann: es ist uns kein Zweifel darüber geblieben, ob die Descendenzlehre berechtigt ist; wir wissen jetzt eben so sicher, als dass die Erde um die Sonne läuft, dass die Lebewelt unserer Erde nicht auf einmal und nicht so erschaffen wurde, wie wir sie heute vor uns sehen, sondern dass sie sich allmälig, und zwar nach menschlichen Begriffen in ungeheuer langen Zeiträumen entwickelt hat. Das steht fest und wird nicht wieder zweifelhaft werden. Auch die Annahme, dass niedrige Organismen den Anfang des Lebens bildeten, und dass eine Steigerung vom Niedersten zum Höheren und Höchsten stattgefunden haben muss, wurde uns zu einer an Gewissheit grenzenden Wahrscheinlichkeit. Einen Punkt aber haben wir noch nicht berührt: die Frage, woher denn diese ersten Organismen gekommen sind.

Es gibt nur zwei Möglichkeiten: entweder sind dieselben von aussen aus dem Kosmos auf unsere Erde übertragen worden, oder

sie sind auf unserer Erde entstanden und zwar durch sog. »Urzeugung« oder Generatio spontanea.

Die Idee, es könnten niederste lebende Wesen in Ritzen und Spalten von Meteoren versteckt auf unsere Erde niedergefallen und so die ersten Keime zur Entwicklung der Lebewelt gebildet haben, ist zwar zuerst von unserem genialen Chemiker JUSTUS LIEBIG ausgesprochen worden, allein sie ist wohl trotzdem unhaltbar. Es scheint allerdings sicher zu sein, dass die Glühhitze, in welche die Meteore beim Eindringen in unsere Atmosphäre gerathen, nur die äusserste Rinde dieser kosmischen Sprengstücke ergreift und also lebende Keime, welche in der Tiefe ihrer Risse und Spalten stecken möchten, am Leben lassen könnte, aber dennoch ist es zweifellos unmöglich, dass irgend ein Keim auf diesem Wege lebend zu uns gelangte, weil er weder die ungeheure Kälte ertragen könnte, noch die absolute Austrocknung, der er in dem gänzlich wasserfreien Weltraum ausgesetzt wäre, nicht einmal auf einige Tage, geschweige denn ungemessene Zeiträume hindurch.

Es kommt aber dazu noch ein anderer ganz allgemeiner Grund, der darin liegt, dass alles Lebendige vergänglich ist, vernichtbar, nicht blos sterblich! es kann als Organisches völlig vernichtet und in anorganische Körper umgewandelt werden; nicht blos die Lebenserscheinungen und der lebende Körper können zerstört werden, sondern auch die Substanzen, welche die Grundlage alles Lebens bilden, die organischen Verbindungen; sie zersetzen sich ununterbrochen und zerfallen etappenweise in anorganische. Daraus scheint mir mit Nothwendigkeit der Schluss hervorzugehen, dass die Basis der LIEBIG'schen Idee nicht richtig ist, die Annahme nämlich, dass die »organische Substanz in demselben Sinn ewig und von jeher vorhanden sei als die anorganische«. Das ist offenbar nicht der Fall, denn ein Ding das ein Ende hat, kann nicht ewig sein, es muss auch einen Anfang gehabt haben, folglich sind die organischen Verbindungen nichts Ewiges, sondern etwas Passantes, etwas, das kommt und geht, das entsteht, wo die Bedingungen dafür sich zusammenfinden, und das wieder in einfachere Verbindungen sich zerlegt, wenn diese Bedingungen aufhören dazusein. Ewig sind für uns nur die Elemente, nicht ihre Verbindungen, welch' Letztere vielmehr einem steten, langsameren oder schnelleren Wechsel unterworfen sind, seien sie nun ausserhalb oder innerhalb von Organismen entstanden.

Damit ist der Hypothese vom kosmischen Ursprung des irdischen

Lebens, wie mir scheint, der Boden entzogen, jedenfalls die tiefere Bedeutung; denn könnten wir selbst die Möglichkeit einer Zufuhr von lebenden Organismen aus dem Weltraum her zugeben, so wäre doch mit einer solchen Annahme die Frage nur zurückgeschoben, nicht gelöst, die eingewanderten Organismen müssten dann auf einem anderen Weltkörper entstanden sein, weil sie eben nicht von Ewigkeit her waren.

So sind wir also auf unsere Erde selbst als die Ursprungsstätte der tellurischen Lebewelt angewiesen, und ich sehe keine Möglichkeit, der Annahme einer Urzeugung auszuweichen; sie ist für uns eine logische Nothwendigkeit.

Man hat sich noch in den fünfziger Jahren des 19. Jahrhunderts scharf über die Existenz einer Urzeugung herumgestritten. In der Pariser Akademie besonders bekämpften sich damals POUCHET mit Argumenten für und PASTEUR mit solchen gegen sie. POUCHET sah aus Infusionen von Heu and anderen pflanzlichen Stoffen, in denen durch anhaltendes Kochen etwa anhaftende lebendige Keime zerstört worden sein sollten, dennoch lebende Organismen, Algen und Infusorien entstehen, trotzdem die Glaskolben, welche die Infusion enthielten, zugeschmolzen aufbewahrt worden waren. PASTEUR aber zeigte dagegen, dass die Luft in ihren sog. Sonnenstäubchen zahlreiche lebende Keime niederer Wesen enthalte, und dass, wenn man diese vorher entfernt, die POUCHET'schen Infusionen sich nicht wieder belebten. Er liess die Luft, welche durch den Kolben mit der Infusion kontinuirlich durchgeleitet wurde, vorher durch einen glühenden Flintenlauf streichen, zerstörte damit die Keime und erhielt so keine Organismen. Wie sehr die Luft wimmelt von Keimen zeigte er durch den Versuch mit gekochten Infusionen, die in einem Kolben mit offenem Hals längere Zeit ruhig hingestellt wurden, die einen auf dem Dach des Pariser Institutes, die anderen auf dem Gipfel des Puy de Dôme in der Auvergne, der damals noch der höchste Berg Frankreichs war. In den Pariser Versuchs-Kolben stellten sich schon nach einer Reihe von Tagen Organismen ein, in denen der reinen Höhenluft exponirten auf dem hohen Berggipfel waren sie nach Monaten noch nicht erschienen.

Man hielt merkwürdigerweise diese und ähnliche Versuche zu jener Zeit für beweisend gegen die Existenz einer Urzeugung, trotzdem es doch auf der Hand liegt, dass die ersten Lebewesen dieser Erde weder aus Heu, noch aus irgend einer anderen organischen Substanz hervorgegangen sein können, weil eine solche das Leben

schon voraussetzt, dessen Entstehung man erklären will. Nachdem der glühende Erdball sich soweit abgekühlt hatte, dass seine äusserste Schichte zu einer festen Kruste erstarrt war, und nachdem Wasser sich in tropfbar flüssiger Form verdichtet hatte, kann zunächst nur anorganische Substanz vorhanden gewesen sein. Man hätte also versuchen müssen, aus irgend welchem Gemenge anorganischer Verbindungen Organismen hervorgehen zu lassen, wollte man Urzeugung beweisen; widerlegen aber konnte man sie auf experimentellem Wege überhaupt nicht, da jeder negative Versuch nichts weiter beweist, als dass unter den Bedingungen des Versuchs Leben nicht entsteht. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass es nicht unter anderen Bedingungen dennoch entstehen kann.

Man hat sich bis jetzt vergeblich bemüht, diese Bedingungen aufzufinden, und ich glaube auch nicht, dass dies jemals gelingen wird, nicht deshalb, weil diese Bedingungen etwa so absonderlicher Natur sein müssten, dass wir sie nicht herstellen könnten, sondern vor Allem deshalb, weil wir gar nicht im Stande wären, den glücklichen Erfolg unserer Versuche wahrzunehmen. Ich werde Sie davon leicht überzeugen können.

Stellen wir uns einmal die Frage, wie etwa Lebewesen beschaffen sein müssten, die durch Urzeugung entstünden, und andererseits von welcher Art von Lebewesen wir sicher behaupten können, dass sie nicht durch Urzeugung entstanden sein können, so ist es klar, dass auf die Liste der Letzteren alle Organismen gesetzt werden müssen, welche die Existenz Anderer, von denen sie abstammen, voraussetzen. Dahin aber gehören von vornherein alle Organismen, die ein Keimplasma, ein Idioplasma besitzen, denn dasselbe ist seinem Begriff nach aus Anlagen zusammengesetzt, welche sich in einer langen Vorfahrenreihe allmälig entwickelt und aufgehäuft haben. Also nicht blos alle vielzelligen Thiere und Pflanzen, welche sich durch Keimzellen, Knospen u. s. w. fortpflanzen, sondern auch alle Einzelligen gehören hierher. Denn auch sie besitzen eine Anlagensubstanz in ihren Kernen, ohne welche sie — wie wir gesehen haben — ihren verstümmelten Körper nicht wieder zu ergänzen im Stande sind, ein Idioplasma; dass dieses aber hier dieselbe Rolle spielt wie bei den Vielzelligen, können wir am sichersten aus dem Vorgang der Amphimixis schliessen, welcher hier in ganz analoger Weise verläuft, wie bei Jenen.

Also auch wenn wir nicht wüssten, was EHRENBERG schon in den dreissiger Jahren des verflossenen Jahrhunderts nachwies, dass

Infusorien in eingekapseltem Zustand überallhin verschleppt, ja selbst im Passatstaub über die grossen Ozeane hingeführt werden können, um beim Niederfallen ins süsse Wasser wieder zu neuem Leben zu erwachen, so würden wir doch nicht auf dem Standpunkte LOEWENHOEK's stehen bleiben können, der sie in Infusionen durch Urzeugung entstehen liess. Sie können nicht so entstehen, noch jemals so entstanden sein, weil sie eine Anlagensubstanz enthalten, die nur historischen Ursprungs sein kann, und die deshalb niemals plötzlich, nach Art einer chemischen Verbindung entstanden sein kann.

Und so verhält es sich mit allen Einzelligen, auch mit solchen, die viel einfacher gebaut sind, als Infusorien, deren Differenzirung in Rinden- und Marksubstanz, deren Mund- und Afteröffnungen, komplizirter Wimperbesatz und vieles Andere gewissermassen den höchsten Grad der Differenzirung einer Zelle bezeichnen. Aber auch eine Amöbe ist nur scheinbar einfach, sonst könnte sie nicht Fortsätze ausstrecken und einziehen, in bestimmter Richtung kriechen, sich encystiren u. s. w., was Alles eine Differenzirung ihrer Theilchen nach verschiedenen Richtungen und eine bestimmte Anordnung derselben voraussetzt, gar nicht zu reden von dem wundersamen Theilungsapparat des Kerns, der doch auch hier nicht fehlt. Das Alles aber deutet wieder auf eine historische Entwicklung, eine allmälige Erwerbung und gesetzmässige Zusammenlagerung dieser Differenzirungen hin, und kann nicht wie ein Krystall oder eine chemische Verbindung plötzlich entstanden sein.

So werden wir auf die niedersten bekannten Organismen zurückverwiesen, und die Frage stellt sich nun so, ob diese kleinsten, eben noch durch unsere stärksten Vergrösserungen sichtbar werdenden Lebewesen auf Urzeugung bezogen werden dürfen.

Aber auch hier lautet die Antwort: »Nein«, denn wenn wir zwar hier keinen Kern mehr vorfinden, also auch keine Substanz, die wir mit Sicherheit als Anlagensubstanz oder Idioplasma in Anspruch nehmen dürfen, so finden wir doch auch hier bereits deutliche Zeichen historischer Entstehung und nicht den von einer Urzeugung allein ableitbaren einfachen Bau aus gleichartigen und nicht bestimmt geordneten lebenden Theilchen. Erst die neueste Zeit hat gezeigt, dass der Typhus-Bacillus ein feinstes, vielfach verästeltes Wimperbüschel besitzt, mittelst dessen er sich zitternd bewegt, und an dem Cholera-Bacillus unterscheidet man Rinden- und Marksubstanz. Also auch hier schon eine Differenzirung nach dem

Prinzip der Arbeitstheilung; und aus wie zahlreichen kleinsten Lebenstheilchen muss eine Substanz bestehen, die sich zu so feinen Fäden gestalten kann, wie die erwähnten Geisseln es sind! NÄGELI, der schon ungefähr den gleichen Gedankengang in Bezug auf Urzeugung entwickelt hat, berechnet die Zahl kleinster Lebenstheilchen (seiner Micelle), welche in einem »Moner« von 0,6 mm Durchmesser etwa enthalten sein müssten, wenn man seine Trockensubstanz auch nur zu 10% annimmt, und kommt zu der ungeheueren Zahl von 100 Billionen derselben. Nehmen wir aber auch nur 0,0006 mm als Durchmesser eines solchen Organismus, so würden doch immer noch eine Million kleinster Lebenstheilchen nach dieser Rechnung ihn zusammensetzen.

Auch wir sind ja im Laufe dieser Vorlesungen zu der Überzeugung geführt worden, dass kleinste lebende Einheiten die Grundlage der Organismen bilden, unsere »Lebensträger« oder »Biophoren«. Sie müssen in ungezählten Schaaren und in einer grossen Menge von Abarten in den verschiedenen Lebensformen vorhanden sein, alle aber darin übereinstimmen, dass sie ihrerseits einfach, d. h. nicht wieder aus lebendigen Theilchen zusammengesetzt sind, sondern nur aus Molekülen, deren chemische Konstitution, Kombination und Zusammenordnung eben eine solche ist, dass daraus die Erscheinungen des Lebens hervorgehen. Auch sie können sich verändern, und darauf beruht die Möglichkeit ihrer Differenzirung, wie sie im Laufe der Phylogenese in immer mannichfaltigerer Weise eingetreten ist. Auch sie entstehen in den einmal vorhandenen Organismen wie alle Lebenseinheiten nur durch Vermehrung der schon einmal vorhandenen Biophoren, aber sie setzen nicht nothwendig einen solchen historischen Ursprung voraus; von ihnen — wenigstens von ihren ersten und einfachsten Formen — ist es denkbar, dass sie durch Urzeugung einst entstanden sein können; sie allein lassen den Gedanken einer Entstehung durch rein chemisch-physikalische Ursachen, ohne Mitwirkung schon vorhandenen Lebens zu; nur ihnen gegenüber ist Urzeugung nicht etwas Undenkbares.

Wir werden also annehmen müssen, dass zu irgend einer Zeit der Erdgeschichte die zur Bildung unsichtbar kleiner Biophoren nöthigen Bedingungen vorhanden gewesen sind, und dass die ganze folgende Entwicklung der Organismenwelt auf einer Summirung dieser Biophoren zu grösseren Komplexen und auf ihren Differenzirungen innerhalb dieser Komplexe beruht habe.

Also deshalb wird man Urzeugung niemals direkt beobachten können, weil die niedersten Lebenstheilchen, welche durch sie als selbstständige Lebewesen, Biophoriden, entstehen könnten, so ausserordentlich weit unter der Grenze der Sichtbarkeit liegen, dass keine Hoffnung ist, sie jemals direkt wahrnehmen zu können, auch wenn es gelänge, sie durch Urzeugung hervorzurufen.

Auf das chemische Problem, welches die Urzeugung uns entgegenstellt, will ich nicht näher eintreten. Wir haben früher schon besprochen, dass das todte Protoplasma ausser Wasser, Salzen, Phosphor, Schwefel und einigen anderen Elementen immer und hauptsächlich Eiweiss enthält; ein eiweissartiger Körper müsste also aus anorganischen Verbindungen entstanden sein. Dass dies unmöglich sei, wird Niemand behaupten dürfen, da wir ja fortwährend eiweissartige Körper in den Pflanzen aus anorganischen Stoffen, Kohlen- und Stickstoffverbindungen hervorgehen sehen; unter welchen Verhältnissen es aber in der freien Natur — d. h. ausserhalb der Organismen möglich wird, darüber lässt sich heute noch Nichts Bestimmtes sagen. Vielleicht wird es dereinst gelingen, im Laboratorium Eiweiss aus unorganischen Verbindungen herzustellen, und damit würde dann der Urzeugung ein festerer Boden geschaffen sein, wenn auch noch immer kein experimenteller Beweis. Denn todtes Eiweiss ist zwar dem lebenden wohl nahe verwandt, aber eben das Leben mangelt ihm, und wir wissen bis jetzt nicht, welcherlei chemische Unterschiede zwischen todtem und lebendem Eiweiss obwalten, ja wir müssen ehrlich eingestehen, dass es nur eine Annahme ist, wenn wir lediglich chemisch-physikalische Unterschiede zwischen Beiden voraussetzen. Beweisen lässt es sich bis zur Stunde nicht, dass in dem lebenden Protoplasma nicht noch eine andere, unbekannte Kraft steckt, ein »vitalistisches« Prinzip, eine »Lebenskraft«, an deren Thätigkeit eben gerade die spezifischen Erscheinungen des Lebens, vor Allem der ewig sich wiederholende Wechsel von Verbrennung und Wiedererzeugung der Lebenssubstanz, die Dissimilation und Assimilation, das Wachsthum und die Vermehrung hängt. Ebensowenig aber lässt sich das Umgekehrte beweisen, dass es unmöglich die chemisch-physikalischen Kräfte allein sein können, welche das Leben in einer ganz besonders zusammengesetzten chemischen Substanz hervorrufen. Wenn es auch bis jetzt trotz mancher Versuche noch nicht gelungen ist, eine derartige Kombination chemischer Substanzen auszudenken, welche — wie es die wundersame Lebenssubstanz

thut — einerseits mit Sauerstoff verbrennt, dabei andererseits sich aber aus »Nahrungsstoffen« immer wieder neu ergänzt, so dürfen wir doch nicht auf die Unmöglichkeit einer solchen rein chemisch-physikalischen Grundlage des Lebens schliessen, müssen sie vielmehr festhalten, solange nicht bewiesen wird, dass wir damit nicht ausreichen, nach dem Grundsatz, dass die Naturforschung erst da unbekannte Kräfte annehmen darf, wo sie mit den bekannten nachweislich nicht auskommt. Wollten wir es anders machen, so würden wir damit auf ein tieferes Eindringen in die Erscheinungen verzichten. Dazu liegt kein Grund vor, denn wir können uns sehr wohl im Allgemeinen vorstellen, dass eine organische Substanz von genau abgemessener Zusammensetzung existirt, welche die Grunderscheinung alles Lebens, Verbrennung mit gleichzeitiger Wiederherstellung unter gewissen Bedingungen an sich ablaufen lassen muss vermöge ihrer Zusammensetzung.

Wie und unter welchen äusseren Bedingungen eine solche Substanz zum ersten Mal auf der Erde entstanden ist, aus welchen Stoffen sie sich gebildet hat, darauf hat bis jetzt eine sichere Antwort nicht gegeben werden können. Wer weiss, ob nicht hier die phantastischen Ideen des EMPEDOCLES in abgeänderter Form Berechtigung hätten; ich meine, dass zu jener Zeit der ersten Entstehung des Lebens die Bedingungen zu vielerlei komplizirteren chemischen Verbindungen auf der Erde sich zusammenfanden, und dass nun von einer Mannichfaltigkeit solcher Substanzen nur diejenigen Bestand hatten, welche gerade jene wunderbare Zusammensetzung besassen, die ihre fortwährende Verbrennung, aber auch ihren ununterbrochenen Wiederaufbau durch Vermehrung bedingte. Nach EMPEDOCLES entstanden aus dem Chaos nur Theile von Thieren, Köpfe ohne Körper, Arme ohne Rumpf, Augen ohne Gesichter u. s. w., und diese wirbelten wild durcheinander und flogen zusammen, wie der Zufall sie zusammenführte. Aber nur diejenigen hatten Bestand, welche sich mit anderen in richtiger Weise zu einem lebensfähigen Ganzen vereinigten. In die Sprache unserer Zeit übersetzt, würde das etwa heissen, was ich eben sagte, dass von einer grossen Menge von organischen Verbindungen, die entstanden, einige oder vielleicht nur eine gerade die wunderbar abgewogene Zusammensetzung besass, die das Leben und damit die Selbsterhaltung und Vermehrung allein zur Folge hatte; das war dann der erste Fall von Selektion!

Doch lassen wir die Phantasien, und warten wir ab, ob die

Chemiker uns nicht vielleicht doch noch Anhaltspunkte für ein besser begründetes Bild von der ersten Entstehung des Lebens liefern werden. Einstweilen müssen wir eingestehen, dass wir uns hier noch einem tiefen Dunkel gegenüber befinden.

Auch die Frage nach dem »Wo« der Urzeugung ist nicht mit irgend welcher Sicherheit zu beantworten. Einige haben gemeint: in den Tiefen des Meeres, Andere am Strande, noch Andere in der Luft. Wer will es errathen, ehe wir nicht einmal theoretisch die Bedingungen und die Stoffe nennen können, aus welchen im Laboratorium Eiweiss-artige Stoffe gebildet werden könnten? Am meisten Wahrscheinlichkeit hat für mich immer noch die Vermuthung von NÄGELI, nach welcher die ersten lebenden Theilchen nicht in einer freien Wassermasse entstanden, sondern in der benetzten oberflächlichen Schicht einer fein porösen Substanz (Lehm, Sand), wo die Molekülarkräfte der festen, flüssigen und gasförmigen Körper zusammenwirkten.

Soviel ist nur gewiss, dass, wo auch immer auf dieser Erde zuerst Leben entstand, dieses nur in Gestalt solcher niedersten und kleinsten Lebenseinheiten auftreten konnte, die wir heute nur noch als Theilchen lebender Körper erschliessen, die aber zuerst als selbstständige Wesen entstanden sein müssen, als »Biophoriden«. Da diese der Voraussetzung nach die Eigenschaft des Lebens besassen, so müssen sie vor Allem die Fähigkeit besessen haben, zu assimiliren im Sinne der Pflanzen, d. h. aus unorganischen Verbindungen ihre Körpersubstanz immer neu wieder zu erzeugen, zu wachsen und sich zu vermehren. Sie brauchen deshalb nicht gerade die chemische Konstitution des Chlorophylls gehabt zu haben, an welchem ja bei den grünen Pflanzen diese Fähigkeit hängt, denn wir kennen farblose Pilze, welche trotz dem Mangel des Chlorophylls aus Kohlenstoff- und Stickstoff-Verbindungen die Substanz ihres Körpers zu bilden vermögen.

Der erste Fortschritt zu einer höheren Stufe des Lebens wird dann durch die Vermehrung herbeigeführt worden sein, indem sich dadurch Anhäufungen von Biophoriden, ungeordnete, aber aneinanderhängende Massen derselben bildeten.

Dabei wurde dann allmälig die Schwelle mikroskopischer Sichtbarkeit erreicht und überschritten, doch wird — nach den heutigen Bacillen zu schliessen — lange vorher schon eine Differenzirung der Biophoren nach dem Prinzip der Arbeitstheilung eingetreten sein innerhalb einer solchen Biophoriden-Kolonie. Diese ersten Schritte

zu höherer Organisation müssen wohl ungeheure Zeiträume in Anspruch genommen haben, denn ehe nur irgend welche Differenzirung eintreten und einen Vortheil bringen konnte, musste der ungeordnete Haufen von Biophoriden sich erst ordnen und einen festen Verband darstellen von bestimmter Gestalt und bestimmtem Bau, etwa vergleichbar den kugeligen Zellenkolonien der Magosphaera oder Pandorina. Dann erst kam der weitere Schritt einer Differenzirung der die Kolonie bildenden Einzel-Biophoren hinzu, vergleichbar etwa den Volvox-Arten unter den niederen Algen. Die allmälige weitere Steigerung solcher Biophoren-Kolonien wird dann auf dieselben Prinzipien zu beziehen sein, welchen wir auch die Steigerung der höheren Lebensformen zu noch immer höheren und immer wieder anderen Differenzirungen zuschreiben: auf die Prinzipien der Arbeitstheilung und der Selektion.

Mit den in sich differenzirten Kolonien von Biophoriden sind wir den schon näher an die niedersten bekannten Organismen herangelangt, unter welchen ja auch solche sich befinden, die wir nur aus ihren — Krankheit-erregenden — Wirkungen erschliessen, ohne sie aber, bis jetzt wenigstens, sichtbar machen zu können. Der Masern-Bacillus ist bis heute noch nicht gesehen worden, obwohl ein Zweifel an seiner Existenz nicht gestattet ist, und man wird wohl annehmen dürfen, dass es Bacillen von so bedeutender Kleinheit gibt, dass wir sie auch mit den günstigsten Färbemethoden und unserer stärksten Vergrösserungen niemals sehen werden.

Diese kernlosen Moneren führen dann zur Stufe der Kernbildung, womit zugleich die Zelle gegeben ist. Da der Kern nach unserer Ansicht in erster Linie ein Depot von »Anlagen« ist, so wird seine Entstehung von dem Moment an begonnen haben, in welchem die Differenzirung des Körpers einen solchen Grad von Verschiedenheit seiner Theile hervorrief, dass eine mechanische Theilung in zwei gleiche Hälften nicht mehr möglich war, dass also jede der Theilungshälften, falls sie sich wieder zum Ganzen entwickeln sollte, eines Depots von Anlagen bedurfte, welches die fehlenden Theile hervorrufen konnte. Da die höhere Differenzirung eine Überlegenheit über niedere Lebensformen setzen musste, indem sie die Ausbeutung neuer Lebensbedingungen gestattete, andererseits aber dieselbe nur dann Bestand gewinnen konnte, wenn mit ihr zugleich auch die Differenzirung eines Anlagen-Depots, d. h. eines Kernes eingeleitet wurde, so lässt sich die Kernbildung dem Nützlichkeitsprinzip unterordnen, auf welches wir alle Entwicklung zum Höheren, Differenzirteren zurückführten.

Doch wäre es kaum von Vortheil, die Herleitung dieser ersten Steigerungen der Organisation aus dem Selektionsprinzip im Speziellen durchführen zu wollen, da wir über das Leben niederster Organismen doch noch allzu wenig wissen, um über die Nützlichkeit ihrer Differenzirungen für ihre Lebensfähigkeit urtheilen zu können.

Selbst bei den Einzelligen wäre das immer noch ein gewagtes Unternehmen, und erst bei den Vielzelligen können wir mit grösserer Sicherheit sprechen, und bestimmt den Wechsel der äusseren Einflüsse im allgemeinsten und vielfachsten Sinn als die Wurzel dauernder Veränderungen der Organismenformen erkennen. Wir unterscheiden hier mit Sicherheit direkten und indirekten Einfluss der äusseren Einwirkungen, und sehen, wie diese Quellen der Veränderung in sehr merkwürdiger Weise ineinandergreifen. Die unterste und tiefste Wurzel der Veränderung ist ohne Zweifel die direkte Wirkung veränderter Bedingungen. Ohne sie hätte die indirekte keine Handhabe zum Eingreifen, es fehlten eben dann die primitiven Anfänge der Variation, und ein Summiren derselben durch Personal-Selektion könnte nicht eintreten. Es ist eine Ureigenschaft der Lebenssubstanz variabel zu sein, d. h. veränderten äusseren Einflüssen bis zu einem gewissen Grade nachgeben zu können und sich ihnen entsprechend zu verändern, oder — wie man auch sagen könnte — in vielen sehr ähnlichen, aber doch nicht identischen Stoff-Kombinationen existiren zu können, und wir werden uns vorzustellen haben, dass schon die ersten, durch Urzeugung entstandenen Biophoriden verschieden waren, je nach den Bedingungen, unter welchen, und den Stoffen, aus welchen sie entstanden. Und von jedem dieser um ein Geringes verschiedenen Anfänge muss dann im Laufe der Vermehrung durch Theilung ein ganzer Stammbaum divergirender Variationen der Ur-Biophoride ausgegangen sein, da es nicht denkbar ist, dass alle Nachkommen derselben stets unter denselben Lebensbedingungen verharrten, unter welchen sie entstanden waren, und da jede dauernde Veränderung in den Bedingungen der Existenz, vor Allem der Ernährung, auch eine Variation in der Konstitution des Wesens nach sich ziehen musste, dessen Lebensvorgänge, vor Allem dessen Stoffersatz eben aus diesen Bedingungen hervorging.

Nun sind aber die äusseren Einflüsse, welche die Nachkommen einer bestimmten Lebensform trafen, niemals auf die Dauer dieselben geblieben. Nicht nur, dass im Laufe der Zeiten sich mit der Abkühlung der Erde die Oberfläche derselben und die klimatischen

Bedingungen änderten, dass Gebirge sich erhoben, und wieder abgetragen wurden, alte Landflächen versanken oder neue emportauchten u. s. w., — das Alles hat natürlich auch mitgespielt bei der Umprägung der Lebensformen, aber in erheblicher Weise doch erst später, als es schon höher differenzirte Organismen gab. Jene unbekannten, primitivsten Anfänge des Lebens aber müssen schon durch die verschiedenen Situationen des gleichen Ortes, in die sie geriethen, zum Auseinanderweichen in verschiedene Variationen veranlasst worden sein.

Denken wir uns einfachste, mikroskopische Moneren auf dem Schlamm der Meeresküste, ausgerüstet mit der Fähigkeit pflanzlicher Assimilation, so musste allein schon ihre unbegrenzte Vermehrung Verschiedenheiten der Ernährung setzen, indem die oben Liegenden stärker belichtet wurden, als die unten Liegenden, also auch stärker sich ernährten, folglich auch die dadurch etwa gesetzten Veränderungen auf ihre durch Theilung entstehenden Nachkommen übertrugen. So könnten denkbarerweise schon allein durch günstigere und ungünstigere Position zum Licht zwei verschiedene Rassen von gleicher Stammform ausgegangen sein, und wie dies mit dem Licht denkbar ist, so auch mit allen anderen Einwirkungen auf den Organismus, welche ihn verändern.

Wir haben früher gesehen, dass solche durch direkte Beeinflussung der Lebensvorgänge entstandenen Veränderungen bei den niedersten (kernlosen) Lebensformen sich direkt auf die Nachkommen übertragen, dass aber bei allen denjenigen, deren Körper sich schon in eine Keim- oder Anlagensubstanz im Gegensatz zu einer Körpersubstanz im engeren Sinn gesondert hat, eine solche erbliche Übertragung nur für die Veränderungen dieser Keimsubstanz möglich ist, erbliche Variationen der Art können bei diesen also nur noch auf dem Umweg der Beeinflussung der Keimsubstanz entstehen; der Körper (Soma) kann zwar sehr wohl durch äussere Einflüsse, durch Übung eines Organs oder durch Nichtgebrauch desselben verändert werden, aber solche Abänderungen vererben sich nicht, werden also auch kein dauernder Besitz der Art, sondern vergehen mit dem Individuum; es sind passante Abänderungen.

So muss also allein schon durch alle solche äussere Einflüsse, — die von dem eigenen Soma gesetzten mitgerechnet —, welche überhaupt die Keimsubstanz als Ganzes oder nur in einzelnen Anlagen treffen, erblich übertragbare Variationen des Organismus entstehen, und wir haben ja ausführlich besprochen, wie aus dem Kampf der Theile innerhalb der Keimsubstanz durch Bevorzugung einzelner

Anlagengruppen bestimmte Variationsrichtungen hervorgehen können, die allein für sich schon im Stande sind, das Artbild nach diesen Richtungen hin weiter und weiter zu verändern.

Dennoch aber würde auf diese Weise allein niemals eine so unendliche Mannichfaltigkeit von Lebensformen haben entstehen können, wenn nicht dazu noch eine andere Art der Wirkung wechselnder äusserer Einflüsse gekommen wäre, die indirekte.

Diese besteht darin, dass die direkt entstandenen Veränderungen bei ihrer Steigerung früher oder später Einfluss auf die Lebensfähigkeit ihrer Träger gewinnen, indem sie dieselbe erhöhen oder herabsetzen. Darauf, in Verbindung mit der unbegrenzten Vermehrung der Individuen, beruht das Umwandlungs-Prinzip, welches in die Wissenschaft eingeführt zu haben, das unsterbliche Verdienst von CHARLES DARWIN und ALFRED R. WALLACE bleiben wird: das Prinzip der Selektion. Wir haben gesehen, dass diesem Prinzip eine noch weit umfassendere Bedeutung zukommt, als diese beiden Forscher annahmen, dass es nicht blos einen Kampf der Individuen gibt, der diese ihren Lebensbedingungen anpasst, indem er immer die bestvariirenden erhält, die ungünstig variirenden verwirft, sondern dass ein analoger Kampf zwischen den Theilen dieser Individuen stattfindet, welcher, wie WILHELM ROUX zeigte, die Anpassung der Theile an die Funktion vermittelt, ja dass dieser Kampf der Theile auch zwischen den Determinanten und Biophoren des Keimplasmas angenommen werden muss, dass es eine Germinalselektion gibt, einen Wettkampf der kleinsten und der grösseren Lebenstheilchen des Keimplasmas um Raum und Nahrung, und dass erst aus ihm jene bestimmt und zugleich zweckmässig gerichteten Variationen des Individuums hervorgehen, welche erblich sind, weil sie in dem unsterblichen Keimplasma ihren Sitz haben, und ohne welche eine Anpassung der Individuen in dem Sinn und dem Grade, den wir thatsächlich beobachten, überhaupt nicht denkbar wäre. Ich suchte Ihnen zu zeigen, dass die gesammte Entwicklung der Lebewelt wesentlich durch Selektionsprozesse geleitet wird, insofern Anpassungen der Theile aneinander, wie des Ganzen an die Lebensbedingungen nur durch sie denkbar sind, dass alle Schwankungen in der Organisation von den alleruntersten bis zu den höchsten durch dieses Prinzip in bestimmte Bahnen gezwungen werden, durch das »Überleben des Passendsten«. Der ganze Streit, ob es indifferente, für die Existenz gleichgültige »Charaktere« gibt, hört damit auf, denn auch die für die »Person« gleichgültigsten Charaktere würden nicht da sein, wenn nicht

die sie bedingenden Keimesanlagen (Determinanten) im Kampf ums Dasein über andere ihres Gleichen den Sieg davon getragen hätten, und auch solche »gleichgültige« Charaktere, welche lediglich auf klimatischen oder sonstigen äusseren Einwirkungen beruhen, verdanken doch ihre Existenz germinalen Selektionsprozessen, indem eben diejenigen Elemente der betreffenden Determinanten den Sieg davontrugen, welche unter solchen Einwirkungen am besten prosperirten. Steigern sich aber solche durch äussere Einwirkungen hervorgerufene Abänderungen soweit, dass sie die Existenz ihrer Träger benachtheiligen — nun dann sind sie für diese eben auch nicht mehr gleichgültig, und werden entweder durch Personalselektion beseitigt oder falls dies nicht mehr möglich ist, so führen sie den Untergang der Art herbei. So beruht das ganze Heer kleiner individueller Unterschiede, wie es wohl bei jeder Art vorhanden ist, wie es uns aber beim Menschen am auffallendsten entgegentritt, die Unterschiede in der Mund-, Nasen-, Augenbildung, in der Behaarung, in der Hautfarbe u. s. w., soweit dieselben nicht etwa von Bedeutung für den Kampf ums Dasein sind, nur auf den germinalen Selektionsprozessen, die hier die eine, dort die andere Determinantengruppe oder Biophoren-Art zu stärkerer Ausbildung kommen liessen. Das einmal erreichte Kräfteverhältniss zwischen den Elementen des Keimplasmas verliert sich auch nicht sofort wieder, sondern geht auf die folgenden Generationen über, und so vererben sich auch solche »gleichgültige« Charaktere.

Es leuchtet ein, dass, wenn das Prinzip der Selektion überhaupt wirksam ist in der Natur, es überall wirksam sein muss, wo lebende Einheiten miteinander um die gleichen Erfordernisse zum Leben ringen, um Nahrung und um Raum, nicht blos Personen, sondern jede Kategorie von Lebenseinheiten von den unsichtbaren kleinsten bis zu den grössten hinauf. Denn für alle sind die Grundlagen des Selektionsvorganges gegeben: individuelle Variabilität, Ernährung und Vermehrung, Vererbung der erlangten Superiorität, und andererseits Begrenztheit der Existenzbedingungen: Nahrung und Raum. Der daraus resultirende Kampf ums Dasein muss bei jeder Kategorie von Lebenseinheiten unter ihres Gleichen immer am stärksten sein, wie dies Darwin für die Arten von Anfang an hervorhob, und dauernde Abänderungen einer Art von Lebenseinheiten werden nur durch diese Art des Kampfes zu Stande kommen. Man müsste also genau genommen so viele Arten von Selektionsprozessen unterscheiden als es Kategorien von Lebenseinheiten gibt, und diese

würden dann wohl kaum scharf voneinander zu trennen sein, abgesehen davon, dass wir viele davon nur erschliessen müssen und sie nicht in ihren Abstufungen zu erkennen vermögen. Wir müssen also hier wie überall die Kontinuität der Natur in künstliche Gruppen zerlegen, und da dürfte es sich für jetzt am meisten empfehlen, vier Hauptstufen von Selektionsprozessen, statt einer unendlichen Zahl derselben, anzunehmen, und zu unterscheiden, entsprechend den Hauptstufen und Hauptbedeutungen der Lebenseinheiten, nämlich Germinalselektion, Histonalselektion, Personalselektion und Cormalselektion.

Histonalselektion begreift alle Ausleseprozesse in sich, die zwischen den Elementen des Körpers (Soma) im Gegensatz zu dem Keimplasma der Metazoen und Metaphyten ihren Ablauf nehmen, nicht nur zwischen den »Geweben« sensu strictiori, sondern auch zwischen den Theilchen der Gewebe, d. h. den niederen Lebenseinheiten, welche dieselben zusammensetzen, und die WILHELM ROUX zur Zeit der Aufstellung seines »Kampfes der Theile« als »Molekel« bezeichnete, also zwischen allen Theilen der Gewebe bis zu den niedersten Lebenseinheiten, den Biophoren hinab. Auch wollen wir zur Histonalselektion diejenigen Ausleseprozesse zählen, welche sich zwischen den Elementen der niedersten Lebewesen abspielen, und durch welche dieselben allmälig zu grösserer Komplizirtheit des Baues und der Steigerung ihrer Leistungsfähigkeit gelangt sind. Solange sich noch keine besondere Vererbungssubstanz differenzirt hatte, mussten Abänderungen, welche durch derartige Selektionsprozesse an niedersten Wesen entstanden waren, nothwendig auf die Nachkommen sich vererben, nachdem aber diese Differenzirung eingetreten war, konnte dies nicht mehr geschehen, »erworbene« Abänderungen des Soma vererbten sich nicht mehr, und die Bedeutung der Histonal-Auslese blieb beschränkt auf das einzelne Individuum. Für die gegenseitige Anpassung der aus dem Ei hervorwachsenden Theile, hauptsächlich während der Entwicklung muss diese Ausleseform von grösster Bedeutung sein, aber auch während des ganzen Lebens unentbehrlich zur Erhaltung des Gleichgewichts der Theile und ihrer Anpassung an die wechselnde Stärke der von ihnen verlangten Leistungen (Übung oder Nichtgebrauch). Aber ihr Einfluss reicht direkt nicht über das Leben des Individuums hinaus, da sie nur »passante« Veränderungen hervorrufen kann, d. h. solche, welche mit dem Individuum vergehen.

Ihr gegenüber steht die Germinalselektion, welche auf dem Kampf der Theile des Keimplasmas beruht, also nur bei den

Organismen mit Differenzirung von Körper und Keimplasma vorkommen, vor Allem bei allen Metazoen und Metaphyten, und welche bei ihnen die Grundlage aller erblichen Abänderungen schafft. Aber nicht jede durch Germinalselektion hervorgerufene individuelle Abänderung hat Bestand und verbreitet sich allmälig über die ganze Art, sondern, wenn wir von den vorhin erwähnten Fällen absehen, in welchen indifferente Abänderungen durch die Gunst äusserer Umstände zum Sieg gelangen, nur dann, wenn sie für ihren Träger, das Individuum, von Nutzen sind. Irgend eine Abänderung entsteht im einzelnen Individuum rein durch Germinalselektion, allein erst die höhere Selektionsform der Personalselektion entscheidet darüber, ob diese Abänderung Bestand haben und sich ausbreiten soll über viele Nachkommen, so dass sie zuletzt Gemeingut der Art wird. Germinal- und Personalselektion greifen also fortwährend ineinander, zunächst derart, dass Germinalselektion der Personalselektion erbliche Abänderungen zur Auswahl anbietet, und dass letztere die schädlichen verwirft, die nützlichen annimmt. Ich will nicht ausführlich wiederholen, in wie merkwürdiger Weise Personalselektion nun wieder rückwirkt auf Germinalselektion, indem sie diese verhindert, weiterhin noch ungünstige Variationen anzubieten, sie vielmehr zwingt, die günstigen in immer gesteigerter Potenz hervorzubringen. Indem sie scheinbar nur die bestangepassten Personen zur Nachzucht auswählt, wählt sie in Wahrheit die günstigsten Id-Kombinationen des Keimplasmas, d. h. diejenigen, welche die meisten günstig variirenden Determinanten enthalten. Wir sahen, dass dies auf der Vielheit der Ide im Keimplasma beruht, darauf, dass jede Körperanlage (Determinante) nicht blos einmal in ihm gegeben ist, sondern viele Male, und dass die im Keimplasma eines Individuums enthaltenen homologen Determinanten immer nur zur Hälfte in jede seiner Keimzellen gelangen, und zwar in jeder wieder in anderer Kombination. So wird also mit der Verwerfung eines Individuums durch Naturzüchtung in Wahrheit eine bestimmte Kombination von Iden, eine bestimmte Keimplasma-Art verworfen, und von weiterem Einfluss auf die Gestaltung der Art ausgeschlossen. Dadurch wird dann zuletzt wieder Germinalselektion beeinflusst, indem blos solche Ide in den nicht verworfenen Keimplasmen enthalten bleiben, deren Determinanten in der für die Art nützlichen Variationsrichtung begriffen sind. So geschieht, was wir noch vor Kurzem für undenkbar hielten, dass die Lebensbedingungen die nützlichen Variationsrichtungen hervorrufen, nicht direkt allerdings, wohl aber indirekt.

Als eine vierte Stufe der Selektion können wir die *Cormalselektion* bezeichnen, d. h. den Ausleseprozess, der die Anpassung der Thier- und Pflanzenstöcke, Cormen, bewirkt und der auf dem Kampf der Stöcke untereinander beruht. Er unterscheidet sich von Personalselektion nur dadurch, dass hier nicht die Güte der einzelnen Person entscheidet, sondern diejenige des Stockes, *als Ganzem*. Es ist dabei einerlei, ob es sich um Stöcke im wirklichen, materiellen Sinn, oder nur im idealen des Zusammenlebens einer grossen, durch Arbeitstheilung gegliederten Familie handelt. In beiden Fällen, beim Polypenstock, wie beim Termiten- oder Ameisenstaat ist es das Gesammt-Keimplasma der Familie in allen seinen verschiedenen Personal-Formen, welches hier verworfen oder angenommen wird. Der Unterschied von Personalselektion ist schon deshalb kein tiefgreifender, weil doch auch hier im Grunde nur die beiden Geschlechtsthiere selektirt werden, freilich nicht blos nach ihren sichtbaren, sondern auch nach ihren unsichtbaren Eigenschaften, nach denen nämlich, welche in ihrem Keimplasma die Beschaffenheit ihrer neutralen oder nur ungeschlechtlich (Polypen) sich fortpflanzenden Nachkommen bestimmen.

Sonach durfte ich wohl sagen, dass *Alles in der Welt des Lebendigen, was Dauer und Bedeutung hat, auf Anpassung beruht und durch Sichtung der sich darbietenden Variationen entstanden ist, also durch Selektion.* Alles ist Anpassung, das Kleinste und Einfachste, wie das Grösste und Komplizirteste, denn wäre es das nicht, so könnte es nicht im Leben beharren, nicht fortdauern, es müsste zu Grunde gehen. Das Prinzip, welches schon EMPEDOCLES in phantastischer und absonderlicher Form aufstellte, ist das herrschende, und ich muss auf dem beharren, was mir so manches Mal als Übertreibung vorgeworfen wurde: *es beruht Alles auf Anpassung und Alles wird geregelt durch Selektionsprozesse.* Von dem ersten Anfang des Lebens an bis zu seinen höchsten Höhen hinauf ist immer nur das Zweckmässige dauernd entstanden, weil die Lebenseinheiten jeden Grades fort und fort sortirt wurden nach ihrer Brauchbarkeit, und der stete Kampf um die Existenz stets wieder das Bessere hervorrief und siegen liess. Darauf beruht nicht nur die unendliche Mannichfaltigkeit der Lebensformen, sondern vor Allem auch die damit eng verknüpfte *Steigerung der Organisation.*

Nicht in jedem Einzelfall, wohl aber im Grossen und Ganzen lässt sich zeigen, dass *das Erreichen einer höheren Stufe der Organisation auch ein Übergewicht im Kampfe ums Dasein be-*

deutet, dass sich damit neue Lebens-Möglichkeiten eröffnen, Anpassungen an bisher nicht ausnützbare Situationen, Nahrungsquellen oder Zufluchtsorte. So stieg ein Theil der niederen Wirbelthiere aus dem Wasser auf das Land heraus, und passte sich dem Leben auf dem Trockenen und in der Luft an, zuerst nur als schwerfällig sich dahinschleppende Molche, später auch als springende Frösche; so steigerten sich andere Abkömmlinge der Fische zu grösserer Tragkraft der Beine, zur Emporhebung des leichter gewordenen Rumpfes vom Boden und so zum raschen Lauf der Eidechsen, zum blitzschnellen Sprung der Baum-Agamen, zum kurzen Schweben in der Luft des fliegenden Drachen und schliesslich zu dauerndem Flug, wie wir ihm schon in den Flugeidechsen und Urvögeln der Jurazeit begegnen, und wie er noch heute bei den Vögeln und Fledermäusen unserer eigenen Lebensperiode Bestand hat.

Es leuchtet ein, dass jede dieser Gruppen mit ihrer Entstehung sich zugleich ein neues Lebensgebiet eroberte, und bei vielen derselben war dieses ein so weites und enthielt wieder so viele spezielle Lebensmöglichkeiten, dass zahlreiche Unter-Anpassungen entstanden, und die Gruppe sich in viele Arten und Gattungen, in Familien und oft auch in Ordnungen spaltete.

Das Alles geschah nicht auf Grund einer in ihnen liegenden bestimmt gerichteten Entwicklungskraft geheimnissvoller Art, die sie getrieben hätte, gerade in dieser und in keiner anderen Richtung zu variiren, sondern lediglich durch den Wettbewerb aller in steter ungeheurer Vermehrung begriffenen Lebensformen und Lebenseinheiten um die Existenz. Sie waren und sind noch heute zu jeder Zeit gezwungen sich jeder neuen, für sie erreichbaren Lebensmöglichkeit anzupassen; sie können dies auf Grund der Fähigkeit der niedersten Lebenseinheiten ihrer Keime, sich in zahlreichen Variationen auszubilden, und sie müssen es, weil aus der unendlichen Masse der Nachkommen aller Stufen von Lebens-Einheiten immer nur die besten übrig bleiben.

So zweigten sich von niederen Typen von Zeit zu Zeit immer wieder höhere ab, ohne dass doch jene niederen Stammtypen deshalb auszusterben brauchten; wie hätten sie auch verschwinden sollen, solange ihre Lebensbedingungen noch andauerten? nur der Überschuss der Stammformen passte sich neuen Lebensbedingungen an, und da dazu in vielen Fällen eine höhere Organisation gehörte, so entstand das Bild einer allgemeinen Aufwärts-Entwicklung und täuschte so ein nach oben gerichtetes Entwicklungs-Prinzip vor. Aber

wir wissen ja wohl, dass es auf vielen Punkten dieses langen Weges Stationen gegeben hat, wo einzelne Gruppen Halt machten und abschwenkten zurück zu niederer Organisation. Fast immer bedingt schmarozende Lebensweise derartige Umkehr, und oft geht dieselbe so weit, dass es schwer fällt, die Zusammengehörigkeit des Schmarozers mit seinen freilebenden nächsten Verwandten noch zu erkennen. Manche schmarozende Krebse, wie die Rhizocepalen oder Wurzelkrebse sind geradezu aller typischen Charaktere des Crustaceenkörpers baar, entbehren nicht nur der Segmentirung, des Kopfes und der Gliedmassen, sondern sogar eines Magens und Darms; wie wir sahen, ernähren sie sich wie niedere Pilze durch das Aufsaugen der Säfte ihrer Wirthe mittelst wurzelartiger Auswüchse von der Stelle ihres früheren Mundes aus. Immerhin kann man bei ihnen die Verwandtschaft mit den Cirrhipedien oder Rankenfüssern durch ihre Larvenzustände nachweisen, aber es gibt Schmarozer in den Nieren der Tintenfische (Cephalopoden), die Dicyemiden, bei welchen die Forscher heute noch zweifelhaft sind, ob sie einer niederen, nur durch sie gebildeten Klasse von Thieren angehören, die zwischen Einzelligen und Metazoen stehen würde, oder aber, ob sie durch Parasitismus zu sonst unerhörter Einfachheit des Baues herabgesunkene Würmer vom Stamme der Plattwürmer sind. Sie bestehen nur aus einer Schicht von wenigen äusseren Zellen, welche eine einzige grosse Innenzelle umschliessen, besitzen keinerlei Organe, weder Mund noch Darm, weder Nervensystem noch besondere Fortpflanzungsorgane. Wenn aber in diesem Falle die Rückbildung nicht festzustellen ist, so gelingt dies doch in Hunderten von anderen Fällen mit vollkommener Sicherheit, wie wir denn z. B. bei den auf Fischen schmarozenden kleinen Krustern aus der Ordnung der Copepoden alle möglichen Stufen der Rückbildung vorfinden, je nach dem Grade des Parasitismus, d. h. der grösseren oder geringeren Gebundenheit an den Wirth. Denn genau entsprechend dem Bedürfniss, verkümmern und schwinden die Organe und zeigen uns so, dass auch die Rückbildung unter der Herrschaft der Anpassung steht.

Also auch die Abwärtsentwicklung hat ihren Grund in der Fähigkeit der lebenden Einheiten, auf veränderte Einflüsse durch Variationen zu antworten, und auf dem Überleben der Passendsten unter diesen.

So liegt also die Wurzel aller Umwandlungen der Organismen in dem Wechsel der äusseren Einflüsse. Stellen wir uns einen Augenblick vor, dieselben hätten von der Urzeugung an absolut gleich bleiben können, so würde keinerlei Variation und keine Entwicklung

eingetreten sein. Da dies aber undenkbar ist, da schon mit dem blossen Wachsen der ersten lebenden Substanz die sie zusammensetzenden Biophoren verschiedenartigen Einflüssen ausgesetzt werden mussten, so war auch Variation unvermeidlich und die ganze Folge derselben: die Entwicklung einer Organismenwelt.

Die äusseren Einflüsse wirkten dabei in doppelter Weise und zwar auf jede Stufe von Lebenseinheiten, nämlich direkt verändernd und dann selektirend, auswählend. Nicht nur die Biophoren, sondern auch jede Stufe von Combinationen derselben, die histologischen Elemente, Chlorophyllkörper, Muskeldisdiaklasten, Zellen, Organe, Individuen und Stöcke können sowohl direkt durch ausser ihnen gelegene Einwirkungen verändert werden, als auch in bestimmte Veränderungsbahnen dadurch gelenkt werden, dass unter den so entstandenen Variationen die Einen den Bedingungen besser angepasst sind, als die anderen, also auch besser prosperiren, und allein einen Grundstock zur Weiterentwicklung abgeben. So kommen bestimmte Entwicklungsrichtungen zu Stande, die nicht blind und starr vorwärtsrücken, wie eine Lokomotive, die nun einmal unabänderlich an das Eisengeleise gebunden ist, sondern genau entsprechend den äusseren Bedingungen, wie ein freier Wanderer, der über Berg und Thal hin überall da seinen Weg nimmt, wo es ihm am besten behagt.

Die letzten bewirkenden Kräfte bei dieser vielgestaltigen Entwicklung sind die bekannten, vielleicht auch — ohne dass wir es bis jetzt erkennen — noch unbekannte chemisch-physikalischen jedenfalls nur gesetzmässig wirkende Kräfte, und dass dieselben so wunderbare Leistungen zu Stande bringen, liegt daran, dass sie zu eigenthümlichen, oft sehr komplizirten und unendlich verschiedenartigen Combinationen verbunden sind, also genau an demselben Umstand, der die Leistungen irgend einer vom Menschen ersonnenen und ausgeführten Maschine bedingt. Auf der Combination der Kräfte beruhen alle komplizirten Wirkungen. Das beginnt schon bei den chemischen Verbindungen, deren Eigenschaften ja ganz an der Zahl und Zusammenordnung der Grundstoffe hängt, aus welchen sie bestehen; die Atome von Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, welche den Zucker bilden, können auch zu Kohlensäure und Wasser kombinirt sein, oder zu Alkohol und Kohlensäure, und ganz ebenso wird es sich verhalten, wenn wir von den noch unbelebten komplizirtesten organischen Molekülen zu denjenigen chemischen Verbindungen emporsteigen, deren noch gesteigerte Combination die Erscheinungen des Lebens bedingt,

zu den niedersten Lebens-Einheiten, den Biophoren. Nicht nur unterscheiden sie sich von jenen eben durch das Leben, sondern sie können auch selbst wieder in zahllosen Modifikationen auftreten, und können untereinander zu höheren Einheiten verbunden werden, deren Eigenschaften und Wirkungen dann wieder von dieser Combination abhängen. Wie der Mensch Metall als Rädchen, Plättchen, Anker-Walzen und Stahlfedern zu einer Combination vereinigen kann, die wir eine Uhr nennen und die uns die Zeit misst, so fügen sich im lebenden Körper Biophoren verschiedener Art zu Combinationen zweiten, dritten u. s. w. Grades zusammen, die die verschiedenen, zum Leben erforderlichen Funktionen ausführen, eben vermöge dieser spezifischen bestimmten Combinationen der Grundkräfte.

Wenn aber gefragt wird, was denn bei solcher zweckthätigen Combinirung der primären Kräfte die menschliche Intelligenz ersetzt, so können wir nur antworten, dass hier eine Selbstregulirung vorliegt, beruhend auf den Eigenschaften der primären Lebenstheilchen, welche es mit sich bringen, dass diese sich durch äussere Einflüsse verändern und wieder durch die äusseren Einflüsse selektirt, d. h. zum Weiterleben erwählt oder von diesem ausgeschlossen werden. So müssen sich stets solche Combinationen von Lebenseinheiten bilden, wie sie für die augenblickliche Situation die zweckmässigen sind, andere können keinen Bestand haben, diese aber — wie wir gesehen haben — müssen entstehen. Das ist unsere Anschauung von den Entwicklungs-Ursachen der Organismenwelt; die lebende Substanz ist vergleichbar einer plastischen Masse, die ausgegossen über eine weite Fläche und stetig weiterfliessend sich allen Unebenheiten derselben genau anschmiegt, in jedes Loch eindringt, jeden Stein oder Pfahl überzieht, einen genauen Abguss derselben bildend, einfach vermöge ihrer weichen und dann erstarrenden Beschaffenheit und der Gestalt der Bodenfläche.

Aber nicht blos die Bodenfläche unseres Gleichnisses ist es, welche die Gestaltung der Organismenwelt bestimmt, d. h. nicht blos die Lebensbedingungen und -Einflüsse, sondern in erster Linie die Beschaffenheit der fliessenden Masse, der Lebenssubstanz selbst, und zwar auf jeder Stufe ihrer Entwicklung. Die Combination von Lebenseinheiten, welche den Organismus bildet, ist auf jeder Artstufe wieder eine andere, und von ihr hängt es ab, was nun weiter noch daraus werden kann — von den Lebensbedingungen aber, was in dem bestimmten Fall daraus werden muss.

So war in gewissem Sinn mit den ersten durch Urzeugung ent-

standenen Biophoriden schon die gesammte Lebewelt der Erde determinirt, insofern damit Beides gegeben war, die physische Natur des dadurch in seinen Variationen gebundenen Organismus und die äusseren Einwirkungen in ihrem Wechsel bis heute, an welche es sich anzupassen galt. Kein Zweifel, dass auf einem anderen Planeten mit anderen Lebensbedingungen andere Organismen entstehen und sich folgen müssten. Auf dem Planeten Mars z. B., auf dem ganz andere Verhältnisse der Schwere, der Mengenverhältnisse, der chemischen Elemente und ihrer Verbindungen walten, muss auch eine lebende Substanz, falls sie überhaupt entstehen konnte, in anderer chemischer Zusammensetzung aufgetreten, also auch mit anderen Eigenschaften ausgestattet gewesen sein, ohne Zweifel auch mit ganz anderen Möglichkeiten ihrer ferneren Entwicklung und Umgestaltung. Die hoch entwickelte Organismenwelt, welche man heute dort vermuthet, hauptsächlich auf Grund der sonderbaren geraden Kanäle SCHIAPARELLI's, muss deshalb wohl sehr verschieden gedacht werden von der terrestrischen Lebewelt.

Auf der Erde aber könnte sie wohl nicht viel anders ausgefallen sein, als sie es thatsächlich ist, selbst wenn man dem »Zufall« sein Recht lassen und annehmen will, dass die Gestalt der Meere und Continente auch eine etwas andere hätte sein können, die Faltung der Erdoberfläche zu Gebirgen und Thälern, und die Bildung von Rissen und Spalten in ihr mit daraus hervorbrechenden Vulkanen nicht ganz genau so hätte kommen müssen, als sie thatsächlich gekommen ist. Es würden dann manche Arten nicht entstanden sein, dafür aber andere; im Ganzen aber würden die gleichen Bilder von Artengesellschaften sich im Verlauf der Erdgeschichte gefolgt sein. Setzen wir den Fall, die Sandwichinseln hätten, wie manche andere untermeerische Vulkane, sich nicht über die Oberfläche des Meeres erhoben, so würden auch die endemischen Arten von Schnecken, Vögeln und Pflanzen, welche heute dort leben, nicht entstanden sein, und wenn die Vulkangruppe der Gallapagos-Inseln statt an ihrer jetzigen Stelle um 40° südlicher oder nördlicher, oder um 1000 Kilometer weiter westlich aus dem Meere aufgestiegen wären, so hätten sie andere und wahrscheinlich spärlichere Ansiedler erhalten, und wir würden heute eine andere Gesellschaft endemischer Arten dort vorfinden. Aber Landschnecken und Landvögel gäbe es dort doch, und im Ganzen werden wir sagen dürfen, dass sowohl die untergegangenen als die heute noch lebenden Gruppen von Organismen auch unter etwas anderen Gestaltungen von Land und Meer, von Höhen und Tiefen,

von Klimaverschiebungen, von Hebungen und Senkungen der Erdkruste entstanden wären, soweit wenigstens, als sie auf Anpassungen an allgemeinere Lebensbedingungen, nicht an ganz spezielle beruhen. Die grossen Anpassungen an das Schwimmen im Meer z. B. wären in jedem Falle erfolgt, schwimmende Würmer, schwimmende Polypen (Medusen), schwimmende Wirbelthiere wären immer entstanden, und ebenso hätten sich Landthiere bilden müssen, einmal vom Stamm der Würmer aus in Gestalt von Gliederthieren und Land- oder Süsswasserwürmern, später dann noch einmal vom Stamm der Fische aus. Auch Luftthiere würden nicht ausgeblieben sein, möchten auch die Länder ganz anders gestaltet und abgegrenzt gewesen sein, und ich wüsste keinen Grund, warum die Anpassung an den Flug nicht in ebenso verschiedener Weise hätte versucht werden sollen, als sie thatsächlich erfolgt ist bei so verschiedenen Gruppen, wie die Insekten, die Eidechsen (Flugsaurier der Jurazeit), die Federechsen (Archaeopteryx), die Vögel und die Fledermäuse unter den Säugern.

Bei jeder Gruppe von Thieren tritt deutlich das Bestreben hervor, nicht nur sich möglichst auszubreiten über die ganze, ihnen zugängliche Fläche der Erde, sondern auch sich allen Lebensverhältnissen anzupassen, soweit nur immer ihr Anpassungsvermögen reicht. Sahen wir das gerade eben darin, dass von so verschiedenen Gruppen aus das Leben in der Luft angestrebt und mehr oder weniger vollkommen erreicht wurde, so können wir es ebensogut in allen möglichen anderen Gruppen erkennen; überall fast finden wir Arten und Artengruppen, die sich von den allgemeinen Lebensbedingungen ihrer Klasse emanzipiren, und sich stark abweichenden Verhältnissen anpassen, für die der Bau der Klasse im Ganzen gar nicht geeignet erscheint. So sind die Säuger mit ihrer Athmung durch Lungen und mit ihren auf die Bewegung auf der festen Erde berechneten Extremitäten nichtsdestoweniger in mehreren Gruppen wieder zu Wasserthieren geworden, so in der Familie der Ottern, und in den Ordnungen der Seehunde und der Wale. So sind auch die auf direkte Luftathmung berechneten Insekten in einzelnen Familien- und Entwicklungszuständen wieder zu dem Wasserleben zurückgekehrt, indem sie sich Athemröhren bildeten, mittelst deren sie die Luft von der Oberfläche des Wassers her in ihr Tracheensystem einsaugen können, oder sog. Tracheenkiemen, in denen sich die Luft aus dem Wasser ansammelt. Ganz überwältigend aber erscheint die Anpassungskraft der Organismen, wenn wir sehen, wie selbst die Möglichkeit in anderen Organismen

als Schmarozer zu leben, in der ausgiebigsten Weise und von den verschiedensten Thiergruppen benutzt wurden, und ihre Körper in der wunderbarsten und weitgehendsten Weise den ganz besonderen Lebensbedingungen innerhalb anderer Thiere angepasst sind. Wir haben schon mehrfach davon gesprochen, wie stark diese anpassenden Veränderungen sein können, wie der Parasit fast ganz den Typus seiner Familie oder Ordnung aufgibt, so dass seine Verwandtschaft nur schwer noch zu erkennen ist; ich möchte hier jetzt noch hervorheben, von wie vielen Stellen des Thierreichs aus der Versuch, sich zu Schmarozern umzubilden gemacht worden ist. Nicht nur die Platt- und Rundwürmer haben dies in einer Anzahl von Arten gethan, sondern wir finden auch Schmarozer in Menge in mehreren Ordnungen der grossen Thierklasse der Crustaceen, es gibt Schmarozer unter den Spinnenthieren, den Insekten, den Quallen, Schnecken, ja selbst in einzelnen Fällen unter den Fischen.

Wenn man bedenkt, mit wie vielen Hindernissen die Existenz in anderen Thieren zu kämpfen hatte, wie schwierig und dem Zufall anheimgegeben die blosse Erreichung einer solchen Wohnstätte, z. B. im Darm, in der Leber, den Lungen, oder gar im Gehirn oder im Blut eines anderen Thieres gewesen sein muss für die ersten Ansiedler, und wenn man andererseits weiss, wie genau das heute für jede Schmarozerart regulirt ist, so dass trotz grosser Abhängigkeit vom Zufall dennoch ihre Existenz gesichert ist, der wird wahrlich einen hohen Begriff von der Plastizität der Lebensform, von ihrer Anpassungsfähigkeit bekommen, und dieser Eindruck wird nur noch verstärkt werden, wenn wir weiter erwägen, dass die meisten Binnen-Schmarozer nicht direkt, sondern nur in ihren Nachkommen aus dem ersten Wirth in einen zweiten gelangen können, und dass auch diese Nachkommen, in Bezug auf ihre Ausbreitung, ihr Eindringen in einen neuen Wirth, ihre Wanderungen und Gestaltveränderungen in demselben die vielseitigsten und oft unerwartetsten Anpassungen eingehen mussten, sollte die Art Bestand haben.

Es wäre verlockend, darauf im genaueren einzugehen; doch wir wollen zusammenfassen und dürfen uns nicht noch einmal ins Detail verlieren. Ohnehin ist ja der Lebenslauf mancher Schmarozer, so vor Allem der Bandwürmer, allgemein bekannt, und Jeder wird leicht im Stande sein, diese blossen Andeutungen zu ergänzen. Ich wollte nur darauf hinweisen, dass in den Schmarozern ein weites Gebiet von Lebensformen vorliegt, auf welchem die genaueste Anpassung an die Bedingungen in jedem Organ beinahe, sicher in jedem Lebensstadium

in auffälligster und verständlichster Weise hervortritt. Haben wir schon im Anfang dieser Vorlesungen an dem Beispiel der mannichfachen Schutzmittel, durch welche Thiere und Pflanzen ihre Existenz sichern, den Eindruck gewonnen, dass das zweckmässige in seiner Entstehung nicht vom Zufall abhängig ist, sondern dass jede Anpassung, die überhaupt im Bereich der Möglichkeit einer Art liegt, auch eintritt, wenn sie gefordert wird, so verstärkt sich dieser Eindruck noch bedeutend, wenn wir an den Lebenslauf der Parasiten denken, und wir werden unsere Anschauung vom Zustandekommen der Anpassungen nicht durch Auslese richtungsloser Variationen, sondern durch solche von bestimmt gerichteten Variationen, bestätigt sehen. So mannichfache, mit solcher Unfehlbarkeit aneinandergereihte Anpassungen, wie sie den Lebenslauf eines Bandwurmes, eines Leberegels oder eines Wurzelkrebses ausmachen, können nicht auf dem reinen Zufall beruhen.

Dennoch spielt auch der Zufall seine Rolle bei den Anpassungen und Artumwandlungen, und zwar nicht nur in Bezug auf die grundlegenden Vorgänge im Keimplasma, sondern auch bei den höheren Stufen der Selektionsvorgänge, wie wir ja eben kurz angedeutet haben.

Man hat mir in neuester Zeit, nach Darlegung eben dieser meiner Hypothese von der Germinalselektion triumphirend zugerufen, nun sei ich doch zuletzt noch zu einer phyletischen Entwicklungskraft, zu der »bestimmt gerichteten« Variation NÄGELI's und ASKENASY's eingelenkt. Dieser Vorwurf — falls sich überzeugen zu lassen einer ist — beruht indessen auf einem bedeutsamen Missverständniss. Meine »bestimmt gerichtete« Variation bezieht sich nicht auf die Entwicklung der gesammten Organismenwelt, ich stelle mir nicht wie NÄGELI vor, dass dieselbe im Wesentlichen ebenso ausgefallen sein würde, wie sie thatsächlich ausgefallen ist, auch wenn die Lebensbedingungen oder die Aufeinanderfolge derselben auf dieser Erde ganz andere gewesen wären; ich glaube vielmehr, dass die Organismenwelt, ihre Klassen und Ordnungen, ihre Familien und Arten um so verschiedener von ihrer thatsächlichen Aufeinanderfolge und Erscheinung ausgefallen wären, je verschiedenartiger die Lebensbedingungen sich gestaltet hätten. Meine bestimmt gerichtete Variation ist keine von vornherein fest bestimmte, so zu sagen exklusive, sondern eine vielseitige; jede Determinante eines Keimplasmas kann nach Plus oder nach Minus variiren, und kann diese ihre einmal eingeschlagene Variationsrichtung unter Umständen fortsetzen, aber auch ihre Componenten,

die verschiedenen Biophoren, können desgleichen thun, und ebenso die kleineren und grösseren Gruppen von Biophoren, welche im Keimplasma die »Anlagen« der Organe bilden. So steht eine überaus grosse Zahl von Variationsrichtungen stets und in Bezug auf jeden Theil des fertigen Organismus bereit, und sobald eine Veränderung vortheilhaft ist, tritt sie ein — vorausgesetzt, dass sie innerhalb der physischen Natur der Art möglich ist. Sie tritt ein, weil sie in ihren Anfängen immer schon da ist, aber sie hält an und verfolgt eine bestimmte Richtung, weil diese die bevorzugte ist, folglich durch Germinalselektion allein schon befestigt und durch Personalselektion über die nebenherlaufenden Varianten emporgehoben wird. Die bestimmte Richtung wird nach meiner Ansicht der zufälligen Keimesvariation erst durch den Vortheil gegeben, welchen sie der Art in Bezug auf ihre Existenzfähigkeit gewährt, nach NÄGELI's Ansicht dagegen ist die Variationsrichtung unabhängig vom Nutzen, den sie bringt oder nicht bringt. Von NÄGELI's Standpunkt wird man nie die Alles beherrschende Anpassung begreifen können, wenn aber die Nützlichkeit einer Variante selbst sie zu dauernder Variations*richtung* erhebt, dann verstehen wir sie.

Schon vor Jahren (1883) habe ich die Art einem Wanderer verglichen, der ein weites schier unermessliches Land vor sich hat, in dem es ihm frei steht, seinen Weg zu nehmen, wie immer es ihm beliebt, und sich aufzuhalten, wo und solange es ihm gefällt. Obgleich er nun bleiben und gehen kann ganz nach seinem Ermessen, wird er doch zu jeder Zeit, in seinem Wandern und seinem Ruhen bestimmt werden, er *muss* so und *kann* nicht anders, und zwar wird er durch Zweierlei dabei bestimmt werden, erstens durch die sich ihm an jedem Ort darbietenden Wege — die sich darbietenden Variationen — und zweitens durch die Aussichten, die sich ihm auf jedem dieser Wege eröffnen. Er strebt nach einem ruhigen, den vollen Lebensunterhalt bietenden Wohnsitz, nachdem ihm sein bisheriger durch Theuerung oder allzu starke Concurrenz verleidet ist, und schon seine erste Wanderung wird insofern nicht durch den Zufall in ihrer Richtung bestimmt werden, als er vielmehr unter den vielen Wegen, die er einschlagen könnte, denjenigen wählen wird und wählen muss, der nach einem wohnlicheren und weniger umworbenen Orte führt. Ist dieser dann glücklich erreicht — d. h. hat sich die Art neuen Verhältnissen angepasst — so richtet sich der Ansiedler häuslich ein und bleibt so lange dort, als ihm eine behagliche Existenz und gutes Auskommen gesichert bleibt; hört dies aber auf, werden die Feld-

früchte knapp, tritt Theurung ein, oder brechen gefährliche Krankkeiten herein, so entschliesst er sich abermals zum Weiterwandern, und abermals wird er unter den vielen Wegen, die sich ihm darbieten, denjenigen wählen, der ihn am sichersten und schnellsten aus der bedrohten Gegend heraus und in eine andere hineinführt, in der er ungefährdet leben kann. Auch dort wird er wieder so lange wohnen bleiben, als es ihm gut geht und er keiner Noth oder Gefahr ausgesetzt ist — denn die Art wandelt sich als Ganzes nur dann um, wenn sie muss. Und so wird es in infinitum immer weiter gehen; der Wanderer wird jedesmal, wenn er wieder von seinem Ruheplatz aufgescheucht wird, nach vielen Richtungen weiterwandern können, aber er wird immer den einen Weg wählen, der ihm die besten Aussichten für ruhige Niederlassung eröffnet, und wird ihn immer nur bis zum nächsten ruhigen Wohnplatz verfolgen, niemals weiter — die Art wandelt sich nur so weit um, bis sie wieder vollständig angepasst ist —. In dieser Weise wird er im Laufe der Jahre eine grosse Menge von Wohnplätzen durchlaufen haben, die vielleicht zusammen einen sonderbaren unverständlichen Zickzackkurs darstellen, der aber dennoch nicht aus reiner Laune hervorgegangen ist, sondern aus dem doppelten Zwang, einmal von dem bestimmten Ort ausgehen zu müssen, an dem er bisher gelebt hat — von der Art-Constitution — und zweitens unter den zahlreichen Richtungen die eine aussichtsreichste wählen zu müssen.

Der Zufall aber macht sich in der Gestaltung seiner Reiseroute dadurch geltend, dass es von ihm abhängt, wie die Verhältnisse in der Umgebung des bisherigen Wohnorts sich gerade dann gestaltet haben, wenn der Wanderer sich wieder aufmachen muss; denn diese Verhältnisse wechseln, die Ansiedlungen dehnen sich aus oder veröden wieder, eine früher billige Stadt wird theuer, die Conkurrenz steigt oder fällt, Krankheiten brechen aus, oder verschwinden, kurz die Aussichten für einen erfreulichen Aufenthalt an einem Platz ändern sich und bestimmen den Wanderer, wenn er heute einen Wohnsitz verlassen muss, seinen Weg anderswohin zu nehmen, als er ihn vielleicht vor zehn Jahren genommen hätte.

Man könnte das Gleichniss noch weiter führen, z. B. auch die Möglichkeit einer Spaltung der Art veranschaulichen, indem man statt eines Wanderers, deren ein Paar ausziehen lässt, dass auf der ersten Wohnstation eine Familie gründet. Kinder und Enkel wachsen zahlreich heran, und dabei wird allmälig die Nahrung knapp. Ein Theil der Nachkommen findet noch genug zum Leben dort aber der Über-

schuss zieht aus und sucht neue Wohnstätten. Auch bei dieser Suche stehen viele Wege offen, vorwärts, seitwärts und rückwärts, aber nur solche Pfade werden von einem Trupp der Auswanderer thatsächlich und mit Erfolg eingeschlagen, welche zu einem wohnlichen Ort führen, an dem man sich festsetzen kann; sollten einige der Nachkommen andere Wege einschlagen, so werden sie bald wieder umkehren, oder den Gefahren des Weges erliegen.

Ich meine der Gegensatz zu NÄGELI's Anschauung von der Artumwandlung liegt auf der Hand. Nach ihm würden die Wanderer nicht frei ihren Weg wählen, sondern immer nur auf einem bestimmten Schienengeleise weiter fahren, das sich nur hier und da gabelt, und es ist dabei nicht vorgesehen, ob dasselbe zu paradiesischen Wohnplätzen führt, oder in öde Wüsten — die Wanderer mögen zusehen, wie sie sich an dem Halteplatz ihrer Eisenbahn zurechtfinden. Sie führen zwar ein wundersames Reisegepäck mit, eine Art von »Tischlein deck' dich«, — das LAMARCK'sche Prinzip — aber das ist doch wohl von zweifelhafter Zauberkraft und wird sie schwerlich vor der Gluth der Wüste, dem Frost der arktischen Länder oder der Malaria der Sumpfgegenden bewahren, in die sie ihre Lokomotive blind hineinführt.

Nach meiner Auffassung hat der Wanderer — die Art — stets eine grosse Auswahl von Wegen und zugleich die Gabe, schon unterwegs zu merken, ob er sich auf falschem oder richtigem Pfad befindet; auch führt in den meisten Fällen einer der vielen Wege zu einem erwünschten Wohnort. Es kommt aber allerdings auch vor, dass nach langer Wanderung und dem Durchlaufen zahlreicher Wohnstationen ein Wanderertrupp schliesslich an einen zwar zunächst noch recht wohnlichen und einladenden Ort gelangt, der aber auf mehreren Seiten vom Meer umschlossen ist und von einem reissenden Strom. Solange der Boden dort fruchtbar bleibt und das Klima gesund, geht Alles zum besten, wenn aber dann Beides sich ändert und vielleicht der einzige Weg zurück durch Sümpfe und wüstes Land unzugänglich wurde, dann muss die Kolonie nach und nach aussterben — das wäre dann der Artentod.

Wenden wir uns aber nun von unserem Gleichniss ab und fragen, welche Wege denn thatsächlich die Organismenwelt bei ihrer Umwandlung eingehalten hat, in welcher Aufeinanderfolge die einzelnen Lebensformen auseinander hervorgewachsen seien, kurz wie der wirkliche Stammbaum der Organismenwelt dieser Erde im Einzelnen beschaffen ist, so kann ich Ihnen darauf nur

antworten, dass wir darüber zwar manche gut begründete Vermuthungen haben, aber nur an einzelnen Stellen wirkliche Sicherheit. So ist der Stammbaum der Pferde weit zurück verfolgt worden, und aus der Phylogenese mancher Schnecken und Cephalopoden sind ebenfalls längere Stücke genau bekannt, aber über den Organismen-Stammbaum im Ganzen und Grossen können wir nur Vermuthungen haben, die zwar zum Theil wahrscheinlich, aber doch niemals ganz sicher sind. Dazu bleiben die paläontologischen Urkunden, die uns die Erdrinde aufbewahrt hat für alle Zeit viel zu lückenhaft. Wohl haben verschiedene Forscher, besonders Ernst Häckel sich nach dieser Richtung hin Verdienste erworben, indem sie aus unseren paläologischen, entwicklungsgeschichtlichen und morphologischen Wissen über die verschiedenen Organismengruppen Stammbäume aufstellten, welche die thatsächliche Aufeinanderfolge der Thier- und Pflanzenformen uns veranschaulichen sollen. Aber so interessant solche Versuche auch sind, so können sie doch naturgemäss grossentheils nicht über blosse Vermuthungen hinausgehen, und ich sehe schon deshalb hier von ihrer Mittheilung und genaueren Besprechung ab, weil sie uns für das Problem der Artumbildung selbst, mit dem es diese Vorträge zu thun hatten, keine weitere Hülfe leisten können. In Bezug auf die Thierwelt wenigstens — und es wird bei den Pflanzen nicht viel anders sein — lässt uns die Kunde der fossilen Reste leider schon früh im Stich, denn die ältesten und tiefsten Schichten, in denen sich Versteinerungen nachweisen lassen, die Cambrische Formation enthält bereits Krebse, also Thiere von relativ hoher Organisationsstufe, Thiere, denen eine ungemein lange Reihe von Ahnen vorhergegangen sein muss, von deren Resten uns gar Nichts erhalten ist. Der ganze Theil des thierischen Stammbaums von den niedersten Lebensformen bis mindestens zu diesen Krebsen, den Trilobiten hinauf liegt begraben in den tiefsten aus dem Meer abgesetzten Sedimentgesteinen, den krystallinischen Schiefern, ohne aber noch erkennbar zu sein. Der ungeheure Druck und wahrscheinlich auch hohe Temperatur haben ihre festen Theile — soweit solche vorhanden waren — zerstört, und von den Weichtheilen bleibt auch in den höheren Schichten nur ausnahmsweise Einiges als Abdruck erhalten.

So müssen also ungeheure Zeiträume vergangen sein vom Anfang des Lebens bis zur Ablagerung jener tiefsten »paläozoischen« Formation, der cambrischen, denn nicht nur fällt in diese Zeit der ganze Aufbau, der von den Biophoriden bis zur Entstehung der ersten Einzelligen führte, ferner die Entfaltung dieser Einzelligen selbst

in ihren verschiedenen Klassen und ihre Potenzirung zu den ersten Vielzelligen, sondern nun folgte noch die Entwicklung dieser Letzteren zu allen den Hauptstämmen des Thierreichs, welche heute noch leben, zu Schwämmen, Seesternen und Verwandten, Muscheln, Armfüssern und Krebsen, denn alle diese Stämme sind in der cambrischen Formation bereits enthalten, und wir dürfen daraus schliessen, dass auch der Stamm der meist weichen und schwer erhaltungsfähigen Würmer längst in reicher Entfaltung vorhanden war, da Gliederthiere, wie die Krebse, nur aus Würmern sich entwickelt haben können. Aber wir haben allen Grund zu der Annahme, dass auch Cölenteraten, d. h. Polypen und Quallen im cambrischen Meer gelebt haben, da ihre mit festem Skelett versehenen Angehörigen, die Korallen, in der nächst höheren Formation, dem Silur bereits vertreten sind, und ebenso steht es mit den Fischen, von denen auch im Silur zuerst sicher erkennbare Reste, die Stacheln von Haien, gefunden worden sind. Auch diese setzen eine lange Vorgeschichte voraus, und so kommen wir zu dem schon ausgesprochenen Schluss, dass alle Stämme des Thierreichs schon vorhanden waren, als die Erdrinde die ersten, bis auf uns gekommenen Urkunden der Vorfahren der heutigen Organismenwelt einschloss.

Allerdings aber haben die höheren Stämme damals nur in ihren niederen Klassen existirt, vor Allem die Wirbelthiere, so dass also von der Ablagerung der cambrischen Schichten bis zur heutigen Organismenwelt immerhin noch eine bedeutende Steigerung des Baues und eine unendliche Mannichfaltigkeit neuer Gruppen sich eingestellt hat. Amphibien scheinen zur cambrischen Zeit noch nicht dagewesen zu sein, Reptilien treten schon in der Steinkohle auf, aber erst in der Sekundärzeit in Menge; Vögel in einer von der heutigen noch stark abweichenden Gestalt (Archaeopteryx), zwar mit Federn bedeckt, aber noch mit Reptilienschwanz, zuerst im Jura, später dann in der Kreide als Zahnvögel und im Tertiär in ihrer heutigen Gestalt. Die Säuger müssen sich wohl ziemlich parallel mit den Vögeln entwickelt haben, nämlich vom Beginn der Sekundärzeit an, und ihr höchstes und letztes Glied, der Mensch, erscheint, soweit die Forschung heute reicht, erst in nachtertiärer Zeit, im Diluvium.

Zu den seit dem Cambrium neu auftretenden Typen gehört auch die Klasse der Insekten mit ihren zwölf Ordnungen und ihrem ungeheuren heute auf 200000 geschätzten Reichthum an bekannten Arten. Sie sind zuerst im Devon, dann in der Steinkohle nachweisbar, und zwar — ganz wie es die Theorie verlangt — in Formen mit

beissenden Mundwerkzeugen; erst in der Kreide kommen dann auch Insekten mit rein saugenden Mundtheilen, Bienen und Schmetterlinge, wie denn damals auch zuerst Blumen auftraten, die sich eben in Wechselanpassung mit jenen in dieser Zeit ausbildeten.

Man schätzt die Zahl der bis jetzt beschriebenen fossilen Thierarten auf etwa 80 000, ein unendlich kleiner Bruchtheil jedenfalls nur von der Fülle der Lebensformen, welche in diesem langen Zeitraum auf unserer Erde entstanden und zum grössten Theil wieder vergangen sein müssen; denn nur ganz wenige Arten überdauern ein geologischen Zeitalter, und selbst von Gattungen tauchen die meisten nur auf längere oder kürzere Zeit auf, um dann für immer zu verschwinden. Aber auch von manchen der alten Klassen, z. B. der Cystideen unter den Stachelhäutern des Silurmeers ist heute nichts Lebendes mehr übrig, und ebenso sind die Ichthyosaurer oder Fischeidechsen der Sekundärzeit völlig aus der heutigen Lebewelt verschwunden, und manche andere Thiertypen, wie die Klasse der Armfüsser (Brachiopoden) und der Schmelzschuppigen Fische (Ganoiden) sind wenigstens nahezu ausgestorben und existiren nur noch in wenigen Arten an besonders geschützten Stellen, in den grossen Tiefen des Meeres oder in den Flüssen.

So war ein ganz unglaublicher Reichtum an thierischen und ebenso an pflanzlichen Arten potentia schon in den ersten und einfachsten, jenen weit unter der Grenze mikroskopischer Sichtbarkeit gelegenen »Biophoriden« enthalten, ja ein noch geradezu unendlich viel grösserer, denn das, was wirklich entstand, ist doch nur ein kleiner Theil dessen, was möglich war, und was entstanden wäre, hätte der Wechsel der Lebensbedingungen und Lebens-Möglichkeiten andere Wege eingeschlagen. Je verwickelter ein Organismus zusammengesetzt ist, um so zahlreichere Theile werden an ihm veränderbar, nach um so verschiedenen Richtungen hin kann er sich neuen Bedingungen anpassen, und es wird nicht in Abrede gestellt werden, dass in den ersten Biophoriden eine geradezu unerschöpfliche Fülle von Lebensformen der Möglichkeit nach enthalten war, keineswegs blos diese, wirklich entstandene Lebewelt. Wäre das nicht so, so könnten wir Menschen nicht heute noch neue Thier- und Pflanzenformen hervorrufen, wie wir es doch in unseren Hausthierrassen und Culturpflanzen in Masse thun, ähnlich dem Chemiker, der fort und fort neue Verbindungen im Laboratorium »macht«, die vorher auf der Erde vielleicht noch niemals sich gebildet hatten. Aber so wie der Chemiker diese Verbindungen nicht

wirklich macht, sondern nur die betreffenden Elemente und ihre Kräfte in solchen Combinationen zusammenbringt, dass sie sich zu dem gewünschten neuen Körper zusammenfügen müssen, so auch leitet der Züchter nur die im Keimplasma enthaltenen Variationsrichtungen, indem er sie in bewusster Weise kombinirt und so die neue Rasse erzielt, und was der Züchter in dem kleinen Rahmen menschlichen Könnens vollzieht, das vollzieht sich in der freien Natur durch die Bedingungen, welche das Zweckmässige allein übrig lassen, kombiniren und so das wunderbare, wie aus der bewussten Leitung einer überlegenen Intelligenz hervorgehende Resultat der Anpassung der Arten an ihre Bedingungen bewirken.

So hat unsere Zeit das grosse Räthsel gelöst, wie das Zweckmässige entstehen kann ohne die Mitwirkung zweckthätiger Kräfte. Wenn wir auch nicht mit mathematischer Sicherheit den einzelnen Umwandlungs- und Anpassungsprozess in seinen Phasen nachweisen und verfolgen können, so begreifen wir doch das Prinzip und sehen die Faktoren, durch deren Zusammenwirken das Resultat zu Stande kommen muss. Es ist in neuester Zeit Mode geworden, wenigstens bei einer jüngeren Biologenschule, die Selektionstheorie gering zu schätzen oder gar als überwundenen Standpunkt zu betrachten; man verlangt mathematischen Beweis, oder man wünscht ihn doch. Ich glaube nicht, dass wir dieses Ziel jemals erreichen werden, wenn es uns auch sicherlich gelingen wird, noch Vieles klar zu legen, was heute noch dunkel ist, und viele der Vorstellungen, welche wir heute in Bezug auf diese Fragen gewonnen haben, noch wesentlich zu verbessern und umzugestalten. Aber das, was heute erreicht ist, darf wohl ohne Zweifel als ein ungeheurer Fortschritt dem gegenüber bezeichnet werden, was die Menschheit bis vor 50 Jahren besass. Wir wissen jetzt, dass die Organismenwelt unserer Erde entwickelt ist und können uns bereits einen, wenn auch noch unvollständigen Begriff davon machen, wie, aus dem Zusammenwirken welcher Faktoren sie sich entwickeln konnte und musste.

Wenn ich sage: musste, so bezieht sich das nur auf den Verlauf dieser Entwicklung bei gegebenem Anfang; diesen Anfang selbst aber, die Urzeugung niederster Biophoriden aus anorganischer Materie sind wir noch weit entfernt in ihren Ursachen als eine Nothwendigkeit begriffen zu haben. Wenn wir sie nun aber auch als ein Postulat unserer Vernunft angenommen haben, so wollen wir doch dabei keineswegs verhehlen, dass diese Annahme noch völlig fern von einem Begreifen liegt. Ich meine damit keineswegs nur, dass

wir nicht wissen, unter welchen äusseren Bedingungen die Entstehung lebender Substanz in kleinsten Mengen erfolgen konnte, sondern vor Allem, dass wir nicht begreifen, wieso diese einzige Substanz nun plötzlich Eigenschaften offenbart, die an keinen anderen chemischen Verbindungen sonst jemals wahrgenommen wurden: den Kreislauf des Stoffes, Wachsthum, Empfinden Wollen und Bewegung. Wir dürfen aber ruhig sagen, dass wir diese spezifischen Erscheinungen des Lebens auch niemals vollständig begreifen werden, wie sollten wir auch, da uns Nichts ihnen Vergleichbares bekannt ist, und da Begreifen immer einen Vergleich mit Bekanntem voraussetzt. Nehmen wir aber selbst an, es gelänge, den blossen Chemismus des Lebens zu verstehen, was ja nicht undenkbar ist, ich meine das Perpetuum mobile der Dissimilation und Assimilation, so blieben die sog. »animalen« Funktionen der lebenden Substanz immer noch ungelöst zurück: Empfinden, Wollen, Denken. Wir begreifen gut, wie die Niere Harn absondert, oder die Leber Galle, wir können auch — einmal die Reizbarkeit der lebendigen Substanz vorausgesetzt — uns vorstellen, wie ein Empfindungsreiz durch die Nerven nach dem Gehirn geleitet, durch gewisse Reflexbahnen auf motorische Nerven übertragen wird und in den Muskeln Bewegung auslöst, wie aber gewisse Gehirnelemente durch ihre Thätigkeit einen Gedanken hervorbringen können, ein mit allem Materiellen Unvergleichbares, dass dennoch im Stande ist, auf die materiellen Theile unseres Körpers zurückzuwirken und als Wille Bewegung auszulösen — das mühen wir uns vergeblich ab zu begreifen. Gewiss liegt die Abhängigkeit des Denkens und Wollens vom materiellen Substrat klar vor und kann nach vielen Richtungen hin sicher gestellt werden, der Materialismus hatte deshalb wohl ein Recht, Gehirn und Denken mit Niere und Harn zu parallelisiren, aber begriffen haben wir das Zustandekommen des Denkens und Wollens damit nicht. Man hat in neuerer Zeit öfters darauf hingewiesen, dass die physischen Funktionen des Körpers sich in der Stufenfolge der Organisation ganz allmälig erst steigern und von niedersten Anfängen genau entsprechend der Organisationshöhe der Art langsam emporsteigen bis zur Intelligenz des Menschen; dass sie bei niederen Thierformen unmerklich beginnen, so dass wir nicht angeben können, wo eigentlich ihr Anfang liegt, und man hat daraus mit Recht geschlossen, dass die Elemente der Psyche nicht erst in den histologischen Theilen des Nervensystems ihren Ursprung nehmen, sondern aller lebendigen Substanz eigen sind, man hat weiter gefolgert, dass schon die anorganische

Materie sie enthalte, wenn auch in unerkennbarem Zustand, und dass ihr Hervortreten bei der lebenden Substanz gewissermassen nur ein Summationsphänomen sei. Wenn wir Recht haben mit unserer Annahme einer Urzeugung, so kann es ja wohl nicht anders sein, aber begriffen haben wir den Geist doch noch nicht damit, dass wir dies sagen, sondern höchstens uns den Vortheil und das Recht gesichert, diese Welt, soweit wir sie kennen, als ein Einheitliches vorzustellen — Monismus.

Die psychischen Erscheinungen, wie wir sie von uns selbst her kennen und bei den Thieren mit um so grösserer Sicherheit annehmen, je näher sie uns stehen, sind ein Gebiet für sich, und ein so weites und verwickeltes, dass nicht die Rede davon sein kann, dasselbe hier noch in den Kreis unserer Betrachtungen hereinzuziehen, und ebenso steht es mit der phyletischen Entwicklungsgeschichte des Menschen. Aber wir wollen wenigstens Stellung nehmen zu diesen Problemen, und da kann es denn keine Frage sein, dass der Mensch sich aus thierischen Vorfahren entwickelt hat, deren nächste Glieder anthropoide Affen waren. Man hat vor wenigen Jahren einige Knochenreste eines menschlichen oder doch dem heutigen Menschen nahe kommenden Skelettes im Diluvium von Java gefunden, welche man wohl mit Recht als Pithecanthropus bezeichnet hat und als eine der Zwischenstufen zwischen Affen und Menschen ansieht. Es ist sehr möglich, dass man deren noch mehr findet; würden sie aber auch nie gefunden, so müsste doch der eben gezogene Schluss auf die Entstehung des Menschen aus thierischen Verfahren als ein unvermeidlicher und völlig gesicherter gelten. — Wir schliessen ja nicht mit den Augen, sondern mit unserem Denkorgan, und wenn uns die ganze übrige lebende Natur in überwältigender Übereinstimmung von allen Seiten her die Entwicklung der Organismenwelt verkündet, so können wir nicht annehmen, dass diese vor dem Menschen Halt gemacht hätte. Aber auch die Faktoren der Menschwerdung des Affen müssen dieselben sein, welche die ganze übrige Entwicklung hervorgerufen und geleitet haben: Wechsel der äusseren Einflüsse in seinen direkten und indirekten Wirkungen, also germinale Variationsrichtungen und ihre Selektion. Und in dieser Beziehung möchte ich noch zuletzt auf einen Punkt hinweisen, der vielleicht noch zu wenig beachtet wurde.

Selektion ruft nur das Zweckmässige hervor, darüber hinaus kann sie Nichts schaffen, wie wir bei verschiedenen Anlässen schon betont haben, ich erinnere nur an die schützende Blattzeichnung der Schmetterlinge, die nie eine botanisch genaue Kopie eines Blattes

ist mit allen Seitenrippen, sondern die eher einer Dekorations-Malerei vergleichbar ist, bei der es nicht auf Wiedergabe jeder Einzelheit, sondern auf den Totaleindruck ankommt, den sie in einer gewissen Entfernung hervorruft. Wenden wir dies auf die Organe und Fähigkeiten des Menschen an, so werden wir dieselben immer nur so hoch entwickelt zu finden erwarten dürfen, als ihre Steigerung noch von Werth für die Erhaltung seiner Existenz gewesen sein kann, nicht aber höher. Dies scheint nun vielleicht in Widerspruch zu stehen mit dem, was die Beobachtung uns lehrt, dass z. B. unser Auge befähigt ist, bis in die unendliche Entfernung der Fixsterne zu sehen, was doch für uns in Bezug auf den Kampf ums Dasein ohne Bedeutung ist. Allein diese Feinheit des Gesichtssinnes ist offenbar nicht zur Erforschung des gestirnten Himmels erworben worden, sondern sie ist schon vielen unserer thierischen Vorfahren von grösstem Werth für die Sicherung ihrer Existenz gewesen und nicht minder auch für uns selbst. Ebenso könnte unser so fein abgestuftes musikalisches Gehör als eine excessive, das für die Existenz nothwendige Mass überschreitende Vervollkommnung des Hörapparates angesehen werden, aber auch hier ist es in Wahrheit nicht so; vielmehr haben wir auch unser musikalisches Gehör schon von unseren thierischen Vorfahren ererbt, und diesen, wie auch dem Urmenschen war es zur Existenz nothwendig. Die Thiere mussten höhere und tiefere Töne in langer Skala voneinander scharf und sicher unterscheiden können, um dem nahenden Feind auszuweichen, die Beute aber von fern zu erkennen. Dass wir Musik machen, ist nur gewissermassen eine unbeabsichtigte Nebenleistung des ursprünglich nur auf die Sicherung der Existenz so fein ausgebildeten Gehörorgans, etwa so, wie auch die menschliche Hand nicht zum Klavierspielen so geworden ist, wie sie ist, sondern zum Tasten und Greifen, zur Herstellung der Werkzeuge u. s. w.

Muss es nun auch so mit dem menschlichen Geist stehen, kann auch er nur so hoch gesteigert sein, als seine Steigerung noch von Vortheil für die Existenzfähigkeit des Menschen war? Ich glaube, im Allgemeinen sicherlich; der Gemeinbesitz geistiger Fähigkeiten einer menschlichen Rasse wird diese Grenze nicht überschreiten, womit aber nicht gesagt ist, dass nicht Einzelne eine höhere geistige Begabung besitzen könnten. Die Möglichkeit höherer Steigerung einzelner Geistesfähigkeiten oder ihrer Combinationen, seien es Verstand, Wille, Gemüth, Erfindungsgabe, oder mathematisches, musikalisches, bildnerisches Talent lässt sich aus unseren eigenen Prinzipien

mit Sicherheit ableiten; denn nicht nur können die Variationsrichtungen einzelner Determinantengruppen des Keimplasmas eine Reihe von Generationen hindurch sich fortsetzen, ohne dass sie nachtheilig werden, d. h. ohne dass ihnen Personalselektion Halt gebietet, sondern die geschlechtliche Vermischung eröffnet auch stets die Möglichkeit, dass einige hervorragend entwickelte Geistesanlagen sich in dieser oder jener Weise kombiniren und dadurch Individuen von überlegenem Geist, sei es nach dieser oder jener Richtung hin entstehen lassen. So, denke ich mir, entstehen die Genien der Menschheit, ein PLATO, ein SHAKESPEARE, ein GOETHE, ein BEETHOVEN. Aber sie dauern nicht, sie vererben ihre Grösse nicht; wenn sie überhaupt Nachkommen hinterlassen, so erben diese doch niemals die *ganze* Grösse des Vaters, und wir vermögen das auch zu verstehen, insofern diese eben nicht auf *einer* Anlage, sondern auf einer bestimmten Combination *vieler* hoher Geistesanlagen beruht. Die Genien steigern deshalb wohl nicht das Durchschnittsmass ihrer Rasse durch ihre Nachkommen, sie heben sie nur geistig durch das, was sie selbst leisten, indem sie das durch Tradition von einer Generation auf die andere übergehende *Können und Wissen* der Menschheit steigern. Die Steigerung der Durchschnitts-Anlage aber, die ja zweifellos vom Australneger bis zum Kulturmenschen des Alterthums wie unserer Zeit erheblich eingetreten ist, kann nur auf dem Wettkampf der Individuen und Rassen um die Existenz beruhen.

Wenn nun aber der menschliche Geist sich bis zu seiner heutigen Höhe durch dieselben langsamen Ausleseprozesse gehoben hat, durch welche alle Entwicklung geleitet und bis zu der zweckmässigen Höhe gehoben wird, so müssen wir darin den bestimmten Hinweis darauf sehen, dass auch der höchste Geist unter uns nicht über die für unsere Existenzfähigkeit massgebenden Verhältnisse hinausblicken kann, und *dass es uns für heute wie für immer versagt bleiben wird, zu begreifen, was über das Irdische hinausgeht.* Wohl können wir die Sterne am Himmel erkennen, und durch Jahrtausende hindurch fortgesetzte Arbeit ist es uns auch gelungen, ihre Entfernung, Grösse und Schwere, sowie ihre Bewegungen und die Stoffe, aus denen sie zusammengesetzt sind, zu bestimmen, aber das Alles vermochten wir zu thun *mit einem Denkvermögen, welches für die menschlich-irdischen Verhältnisse geschaffen,* d. h. *durch sie entstanden ist,* ganz so, wie wir mit den Händen nicht blos greifen, sondern auch Klavier spielen können. Alles aber, was ein höheres Denkvermögen voraussetzte, was uns die Pseudo-Begriffe der Ewigkeit

und Unendlichkeit, die Grenzen der Causalität, kurz alles das erkennen liesse, was wir eben nicht erkennen, sondern höchstens als Räthsel vor uns sehen, das wird uns schon deshalb stets verschlossen bleiben, weil unser Verstand dessen nicht bedurfte noch bedarf, um uns existenzfähig zu erhalten.

Ich sage das vor Allem Denen, welche meinen, Alles begriffen zu haben, wenn sie zugeben, dass uns zwar allerdings an der vollen Erkenntniss noch Manches mangelt, etwa ein wirkliches Verständniss der Naturkräfte, oder der Psyche, welche aber nicht fühlen, dass wir trotz aller unserer, ja wirklich bedeutend gesteigerten Erkenntniss, doch vor der Welt als Ganzem immer noch wie vor einem grossen Räthsel stehen; ich sage es aber auch Denjenigen, welche in der Lehre von der Entwicklung die Zerstörung ihres Glaubens fürchten. Sie mögen nicht vergessen, dass die Wahrheit uns nur dann nachtheilig, ja verderblich werden kann, wenn wir sie nur halb erfassen oder gar, ihr aus dem Weg gehen. Denken wir sie unerschrocken durch, so werden wir heute, wie in Zukunft immer zu dem Schluss kommen, dass unserem Wissen eine Grenze gesetzt ist durch unseren eigenen Geist, dass aber jenseits dieser Grenze das Gebiet des Glaubens beginnt, das ein Jeder sich ausgestalten möge, wie er es vermag und wie es seinem Wesen entspricht. In Bezug auf die letzten Dinge hat uns GOETHE schon die richtige Formel gegeben, wenn er seinen »Naturgeist« dem Faust zurufen lässt: »Du gleichst dem Geist, den Du begreifst, Nicht mir!« Das wird der Mensch sich zu allen Zeiten zurufen müssen, damit aber bleibt auch das Bedürfniss einer ethischen Weltanschauung, einer Religion, nur wird dieselbe ihre Formen wechseln müssen entsprechend dem Voranschreiten unseres Wissens von der Welt.

Aber damit wollen wir diese Vorlesungen nicht beschliessen, nicht mit der blossen Resignation! Wenn wir uns auch bescheiden, nicht alle Tiefen dieser wunderbaren Welt ergründen zu können, so bleiben wir uns wenigstens zugleich bewusst, dass sie eine für uns unergründliche Tiefe hat, und dass wir »still verehren« dürfen, »was unerforschlich ist« (GOETHE). Die andere Hälfte der Welt aber, ich meine die uns zugängliche, bietet uns einen so unerschöpflichen Reichthum an Erscheinungen, und in ihrer Schönheit und dem harmonischen Ineinandergreifen der zahllosen Räder ihres wundersamen Mechanismus einen so hohen und nie versagenden Genuss, dass seine Erforschung wahrlich wohl werth ist, unser Leben auszufüllen. Auch brauchen wir nicht zu fürchten, dass es uns jemals an neuen, noch

zu lösenden Fragen und Problemen fehlen könnte. Wäre es selbst der Menschheit vergönnt, noch Jahrhunderte lang in Ruhe und in der vielseitigen und rastlosen Weise weiter zu forschen, wie es in dem verflossenen ganzen Jahrhundert zum ersten Mal seit Menschengedenken der Fall gewesen ist, so würde doch jede neue Lösung wieder neue Fragen bringen und nach oben wie nach unten, in den unendlichen Räumen des Sternhimmels wie in der Welt mikroskopischer und ultramikroskopischer Kleinheit wird uns immer wieder neue Einsicht aufgehen, wird uns neue Befriedigung bringen, und unsere Begeisterung über die Wunder dieses so unbegreiflich verwickelten und doch in so herrlicher Klarheit sich abwickelnden Welt-Mechanismus wird nie erlöschen, sondern immer wieder von Neuem emporflammen und unser Leben erwärmen und erleuchten.

Index.

Die Seitenzahlen ohne römische Ziffer beziehen sich auf Band I.

A.

B.

C.

D.

E.

F.

G.

H.

I.

K.

L.

M.

N.

O.

P.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

X.

Z.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Erklärung der Tafeln.

TAFEL I.

Fig. 1. Papilio Merope, Männchen, Afrika.

Fig. 2. Dieselbe Art, eine der mimetischen Weibchenformen.

Fig. 3. Danais Chrysippus, Afrika, immunes Vorbild von Fig. 2.

Fig. 4. Papilio Merope, zweite mimetische Weibchenform, Südafrika.

Fig. 5. Amauris niavius, Südafrika, immunes Vorbild von Fig. 4.

Fig. 6. Papilio Merope, dritte mimetische Weibchenform, Südafrika.

Fig. 7. Amauris Echeria, Südafrika, immunes Vorbild von Fig. 6.

Fig. 8. Danais Erippus, immunes Vorbild von Fig. 9, mittleres Nordamerika.

Fig. 9. Limenitis Archippus, mittleres Nordamerika, Nachahmerin der vorigen Art.

Fig. 10. Danais Erippus, a Raupe und b Puppe.

Fig. 11. Limenitis Archippus, a Raupe und b Puppe.


1
2
3
4
5
10 b
10 a
6
7
8
9
11 a
11 b





TAFEL II.

Fig. 12—15 ein aus vier immunen Arten zusammengesetzter »**Mimicry-Ring**«, welche drei verschiedenen Familien und vier verschiedenen Gattungen angehören:

> **Fig. 12. Heliconius Eucrate** aus Bahia.
> **Fig. 13. Lycorea Halia** aus Bahia.
> **Fig. 14. Mechanitis Lysimnia** aus Bahia.
> **Fig. 15. Melinaea Ethra** aus Bahia.

Fig. 16 und 17. Perhybris Pyrrha, Männchen und Weibchen, »Weisslinge« (Pieriden) Südamerika's, von welchen das Weibchen eine der immunen Helikoniden nachahmt, während das Männchen nur auf der Unterseite dazu einen Anfang zeigt.

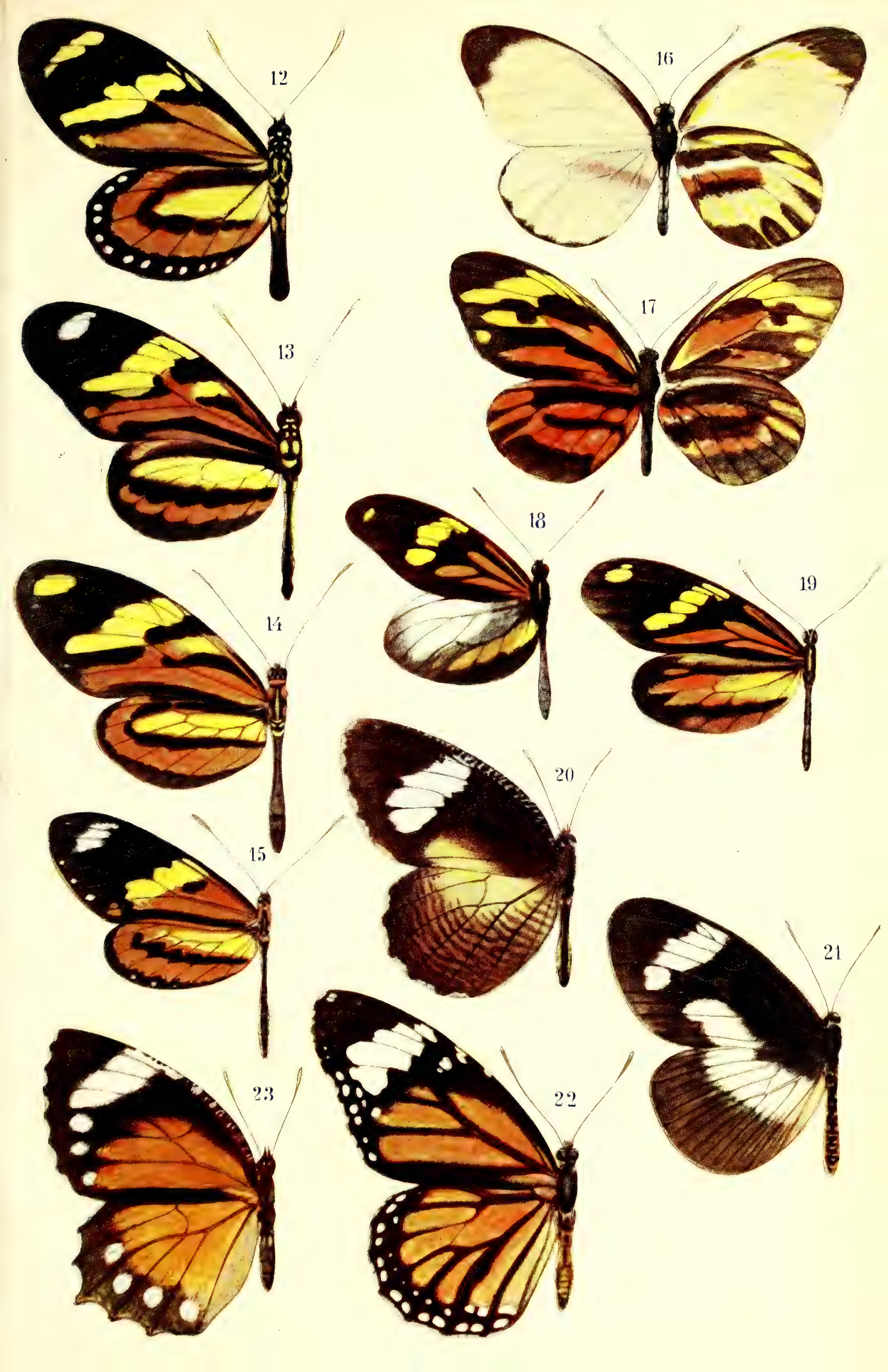
Fig. 18 und 19. Dismorphia Astynome, Männchen und Weibchen; ebenfalls aus der Familie der »Weisslinge«, aber auch Nachahmer immuner Helikoniden; nur das Männchen zeigt noch eine weisse Stelle auf dem Hinterflügel als letzten Rest der Weisslings-Färbung.

Fig. 20. Elymnias Phegea aus West-Afrika; aus der Familie der Satyriden, Nachahmerin der folgenden Art.

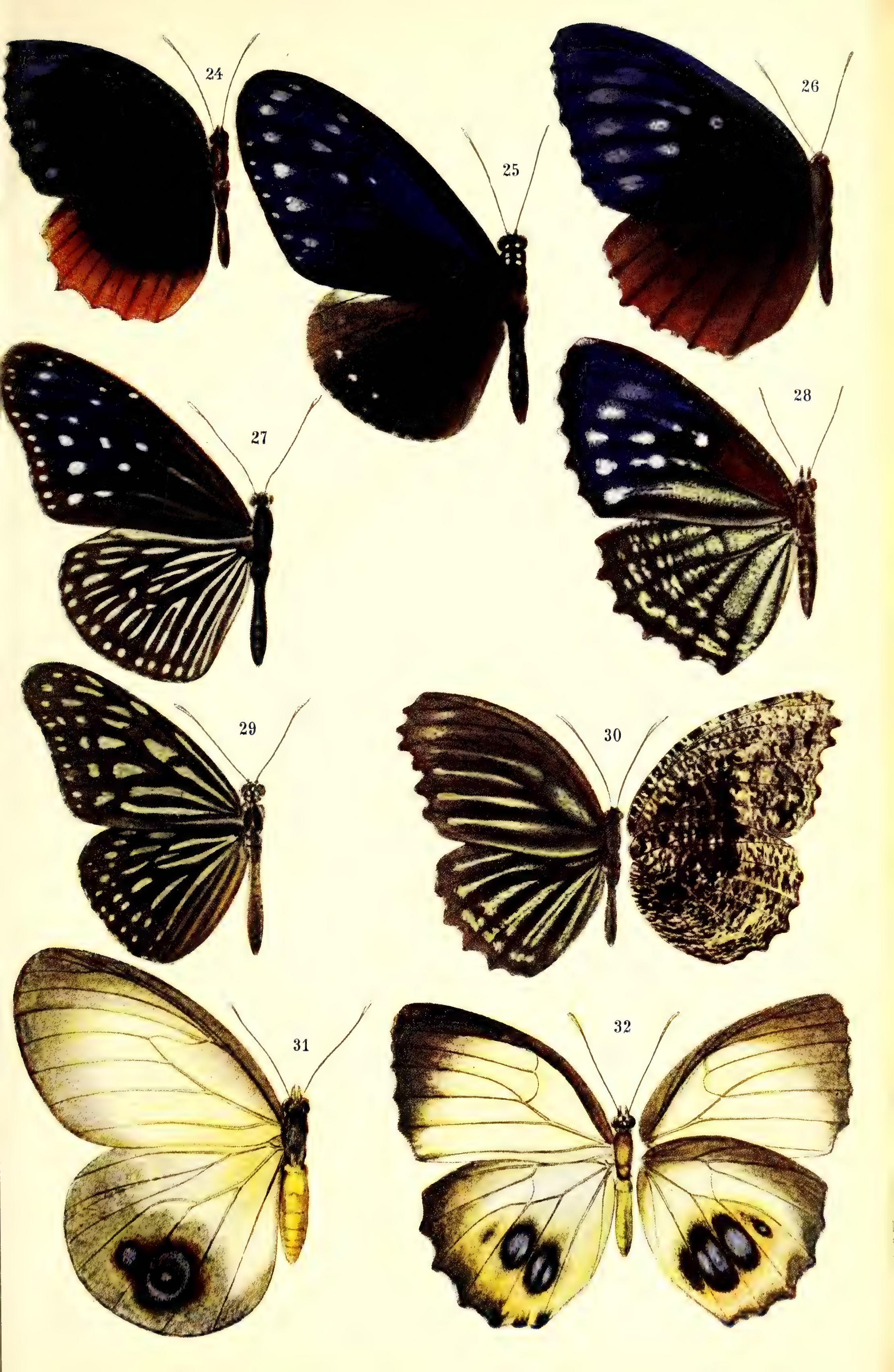
Fig. 21. Acraea Gea, immune Art West-Afrikas.

Fig. 22. Danais Genutia, immune Danaide von Ceylon.

Fig. 23. Elymnias undularis, Weibchen, eine der Nachahmerinnen von Fig. 22, deren Männchen ganz verschieden und in Tafel III, Fig. 24 abgebildet ist.


12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23




24
25
26
27
28
29
30
31
32













